

## El registro Pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas

María Teresa ALBERDI<sup>1</sup>, Cástor CARTELLE<sup>2</sup> y José Luis PRADO<sup>3</sup>

**Abstract.** PLEISTOCENE *EQUUS* (*AMERHIPPIUS*) AND *HIPPIDION* (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) FROM BRAZIL. PALEOECOLOGICAL AND BIOGEOGRAPHICAL CONSIDERATIONS. Fossil remains belonging to Equidae from Brazilian localities are described and taxonomically determined. We compared the postcranial (McIII, MtIII, AS, CAL, 1FIII) remains from Brazil with other remains from several localities of South America using multivariate analysis. The results indicate that *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* Lund is represented in all localities of Brazil. In the same way, *Hippidion principale* (Lund) and *H. devillei* (Gervais) are present in Brazil, the first grouped the large remains, and the second the smaller ones. The three species are present in Toca dos Ossos. *Equus* (*A.*) *neogeus* is also present in Lage Grande. We assigned the material described by Souza Cunha as *Equus* (*A.*) *vandonii* to *Equus* (*A.*) *neogeus*. We present an up-to-date fossil distribution and approximate date of the main localities. We discuss the role of dispersal from the North and examine the palaeobiogeographical implications.

**Resumen.** Se describen y determinan taxonómicamente los fósiles de Equidae de las localidades brasileñas. Se han comparado los restos postcraneales (McIII, MtIII, AS, CAL, 1FIII) de Brasil con los restos de otras localidades de América del Sur mediante análisis multivariados. Los resultados de estos análisis indican que la especie *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* Lund está representada en todas las localidades de Brasil. Igualmente *Hippidion principale* (Lund) y *H. devillei* (Gervais) están presentes en Brasil, el primero agrupa los restos de gran tamaño, y el segundo los más pequeños en talla. Las tres especies están representadas en la localidad de Toca dos Ossos (Bahía). *Equus* (*A.*) *neogeus* también está presente en la localidad de Lage Grande (Pesqueira). Nosotros asignamos el material descrito por Souza Cunha como *Equus* (*A.*) *vandonii* a *Equus* (*A.*) *neogeus* Lund. Así mismo, se actualiza la distribución y fechados aproximados de las principales localidades con équidos de Brasil. También se discute el papel de la dispersión desde el norte y se examinan sus implicaciones paleobiogeográficas.

**Key words.** *Equus* (*Amerhippus*). *Hippidion*. Taxonomy. Stratigraphy. Distribution. Plio-Pleistocene. Brazil. South America.

**Palabras clave.** *Equus* (*Amerhippus*). *Hippidion*. Taxonomía. Estratigrafía. Distribución. Plio-Pleistoceno. Brasil. América del Sur.

### Introducción

Los primeros registros de caballos fósiles en América del Sur aparecen con posterioridad al cierre del istmo de Panamá hace aproximadamente unos 3 Ma (Webb, 1991). Los datos más recientes señalan que la aparición de *Hippidion* en el registro de América del Sur es anterior a la de *Equus* (Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1994). La cita más temprana de *Hippidion* corresponde a la localidad de Uquía (Argentina) asignada al Plioceno superior-

Pleistoceno Inferior (Marshall *et al.*, 1982; Prado *et al.*, 1998), en torno a 2,5 Ma (según Tonni y Cione (2000); la cita más temprana de *Hippidion* debe corresponder al cráneo referido por Reig (1957) procedente de la localidad de Baliza Chica, cerca de Miramar, partido del General Alvarado, Buenos Aires. Mientras que los primeros *Equus* proceden del Ensenadense de Tarija (Prado y Alberdi, 1994) datada por MacFadden *et al.* (1983) como Pleistoceno Medio, en torno a 1-7 Ma.

En la última década, dos de los autores (MTA y JLP) han revisado desde un punto de vista sistemático y paleobiogeográfico gran parte de los hallazgos de équidos en América del Sur. Uno de los estudios pendientes eran los materiales procedentes del Brasil. Este trabajo intenta completar el conocimiento sobre este riquísimo registro fósil. La mayoría de los caballos fósiles citados en Brasil provienen de hallazgos antiguos, con pocas referencias estratigráficas. Los hallazgos recientes, en parte realizados por uno

<sup>1</sup>Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006-Madrid, España. malberdi@mncn.csic.es

<sup>2</sup>Departamento de Geología. Universidad Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte, Brasil. cartelle@csr.ufmg.br

<sup>3</sup>INCUAPA- Departamento de Arqueología, Universidad Nacional del Centro UNC, Del Valle 5737, B7400JWI-Olavarría, Argentina

de nosotros (CC) proporcionan valiosos datos para esta revisión y están depositados en el Museo de Ciências Naturais, y en la Pontificia Universidad Católica de Minas Gerais (MCN).

El objetivo principal de este trabajo es describir y determinar taxonómicamente los restos de *Equus* e *Hippidion* de algunas localidades de Brasil. Se pondrá especial énfasis en los restos provenientes de localidades con un buen control estratigráfico. Asimismo se compararon con los restos de colecciones antiguas depositados en diversos museos (Museo Nacional del Río de Janeiro, MNRJ; Museo de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais en Bello Horizonte, MHN; y la colección Lund del Museo Zoológico de Copenhague, ZMK).

## Antecedentes

Las primeras citas de caballos fósiles del Brasil se deben a Peter Lund (1840, 1842, 1846), naturalista danés. La primera pieza que describió y figuró consistió en un metacarpo, encontrado en una gruta de la región cárstica de Lagoa Santa (Estado de Minas Gerais, MG). Los materiales coleccionados por Lund fueron enviados a Dinamarca y posteriormente, los referentes a Equinae, estudiados con mayor detalle por Boas (1881), Winge (1906) y Sefve (1912). Lund propuso nuevas especies para sus hallazgos: *Equus neogaeus* y *Equus principalis*, que actualmente se denominan como *Equus (Amerhippus) neogaeus* e *Hippidion principale* (ver Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1994).

Peter Claussen, contemporáneo y compatriota de Lund, colectó en grutas calcáreas de la región de Curvelo, próxima a Lagoa Santa, diez molares que se encuentran en el Museo Británico de Historia Natural (Lydekker, 1887). Posteriormente, Holland (1920) registró el hallazgo de dos dientes en Pedra Vermelha, Estado de Bahía. Un molar superior pertenece, probablemente, a la especie *Equus (Amerhippus) neogaeus* (Lund, 1840).

Padberg-Denkpol (1926-29) recuperó treinta dientes y diez metápodos en diversas grutas del municipio de Pedro Leopoldo, que forma parte de la región de Lagoa Santa (MG). Algunas de estas piezas fueron estudiadas por Souza Cunha (1960) quien las atribuyó a "*Hippidion principalis*" (Lund, 1846). Estas piezas están depositadas en el MNRJ.

En 1938, Mattos narra el descubrimiento de un cráneo muy fragmentado encontrado en la gruta Lapa do Galinheiro, municipio de Lagoa Santa (MG) perteneciente a la especie *Equus (Amerhippus) neogaeus*. Este cráneo se encuentra depositado en la colección del MHN. En esta colección hay, pertenecientes a la misma especie, diversos dientes y metápodos colectados en la región de Lagoa Santa en la década de

1930 que nunca fueron estudiados. Price (1944) refirió "restos de équidos" encontrados en Araxá, Estado de Minas Gerais en asociación con otras piezas pleistocenas de *Eremotherium* y *Stegomastodon*.

En 1944, Paula Couto describió un fragmento de molar encontrado en Santa Vitória do Palmar, Estado de Río Grande do Sul que atribuyó a *Hippidion* sp. El mismo autor (1953) refirió una falange ungueal de équido encontrada en Xique Xique, Estado de Bahía.

Vidal (1946) colectó tres molares y cuatro metápodos en Pesqueira, Estado de Pernambuco, que identificó como pertenecientes a *Equus* sp.

Souza Cunha (1959) dio cuenta del hallazgo de un P2, también de Santa Vitória do Palmar, identificándolo como *Equus* sp. Posteriormente (1966, 1978), este autor registró la presencia de molares y falanges en los municipios de São Rafael, Estado de Río Grande do Norte, Limoeiro e Itapipoca, ambos en el Estado de Ceará que identificó como pertenecientes a *Hippidion* sp. En 1971 estudió algunas piezas de la colección Lund para determinar el holotipo de una de las especies brasileñas: *Equus (Amerhippus) neogaeus*. El mismo autor en 1981 describió un cráneo, una mandíbula y una vértebra provenientes de la localidad de Corumbá (Estado de Mato Grosso do Sul) y para estos restos propuso una nueva especie: *Equus (Amerhippus) vandonii*.

Recientemente, Bergqvist *et al.* (1997) indicaron la ocurrencia de *H. principale* en Taperoá y Campina Grande (Estado de Paraíba) y en Itapipoca (Estado de Ceará). Beltrão y Locks (1989) señalaron la presencia de la misma especie en Central (Estado de Bahía). Fueron muy pocas las piezas colectadas en estas localidades.

Cartelle (1989, 1992) indicó la existencia de piezas de *Hippidion* en São Raimundo Nonato (Estado de Piauí), en Orolândia y Santana en Bahía de *Equus (A.) neogaeus* en las localidades citadas de São Raimundo Nonato e Orolândia. El material que sirvió para identificar estas especies, excepto el de Piauí, está depositado en el MCN.

## Geología y paleogeografía

Desde el punto de vista geológico y paleogeográfico son pocos los datos existentes sobre los niveles estratigráficos donde se encontraron los restos objeto de este trabajo, algunos de los cuales proceden de hallazgos puntuales y/o fortuitos.

Los hallazgos principales de Equidae en Brasil ocurrieron en los Estados de Minas Gerais y Bahía (Región de Lagoa Santa y Orolândia, respectivamente) en ambientes de gruta (figura 1). Cartelle (1999) considera que los materiales hallados en estas grutas son sincrónicos y en consecuencia asociados a un mismo fenómeno, el aumento de la pluviosidad.



**Figura 1.** Distribución geográfica de las localidades con équidos fósiles en Brasil. +: localidades con *Equus (Amerhippus) neogeus*; \*: localidades con *Hippidion principale*; ▲: localidades con *Hippidion devillei*. / Geographical location of the Equidae Brazilian localities. +: localities with *Equus (Amerhippus) neogeus*; \*: localities with *Hippidion principale*; ▲: localities with *Hippidion devillei*. 1, São Raimundo Nonato (Piauí); 2, Itapipoca (Ceará); 3, São Rafael (Rio Grande do Norte); 4, Taperoá and Curimatã (Paraíba); 5, Pesqueira (Pernambuco); 6: 6a, Ourolândia and 6b, Santana (Bahía); 7: 7a, Lagoa Santa -region-, 7b, Janaúba, 7c, Francisco Sá and 7d, Araxá (Minas Gerais); 8, Santa Vitória do Palmar (Rio Grande do Sul); 9, Corumbá (Mato Grosso do Sul).

El contenido faunístico más los datos proporcionados por dataciones radiocarbónicas ( $12.200 \pm 200$  y  $20.060 \pm 290$  años, realizadas en el Institute of Geological and Nuclear Sciences Limited, Lower Hutt, Nueva Zelanda, con un espectrómetro de masas acelerador, muestras NZA-6982 y NZA-6984 respectivamente), permiten asignar las mismas al Pleistoceno Final (Czaplewski y Cartelle, 1998)

## Material y método

Los restos objeto de este trabajo están depositados en las colecciones de los museos ya mencionados (MNRJ, MHN, MCN y ZMK).

Los de *Equus (Amerhippus)* depositados en el MNRJ consisten en: dos McIII y un P3-4 de Santa Vitoria do Palmar, Rio Grande do Sul (figura 1); 20 molares sueltos de *Equus* e *Hippidion* del Tanque 2 de Itapipoca, Estado de Ceará (1 p3-4, 2 m1-2, 3 p3-4, 2 m1-2, y 2 m3 de *Equus*, y 1 m1-2, 1 d3-4, 1 p2, 4 p3-4, y 1 m3 de *Hippidion*), un fragmento de mandíbula izquierda con P2 y P3, y I2? de *Equus*, y un m3 de Curimatã, Estado de Paraíba. Del mismo individuo hay un cráneo bastante completo (le falta la sínfisis), la mandíbula y una vértebra descritos por Souza Cunha (1981) como *Equus (Amerhippus) vandonii*, y encontrados en el Rio Paraguai en Corumbá, Estado de Mato Grosso do Sul, así como un MtIII y una 1FIII de Curacaba, Estado de Bahía. De Alagoinha, Pesqueira, Estado de Pernambuco, hay un McIII der., un calcáneo der., una 2FIII y tres m1-2 der., de *Equus*. Del municipio de Pedro Leopoldo (Estado de Minas Gerais) un p3-4, dos m 1-2, un m3 izq., y m1 y m2 ders. de *Equus* y un P3-4, siete incisivos de *Hippidion*, así como el molde del MtIII de Lapa do Cavallo, holotipo de *Equus neogaues*.

Las piezas depositadas en el MHN consisten en una 1FIII y una 3FIII de *Hippidion* y una 1FIII, una 2FIII, un MtIII, un calcáneo, dos astrágalos, un navicular, un ectocuneiforme y un cuboides de *Equus (Amerhippus)* colectadas en diversas grutas de la región de Lagoa Santa (MG). Un esqueleto montado de *Hippidion* cuyo cráneo es copia del cráneo procedente de Luján (Dto. de Mercedes, provincia de Buenos Aires) depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-401). De *Equus (Amerhippus)* y de un mismo individuo fueron colectados en la gruta de Lapa do Galinheiro, en el municipio de Pedro Leopoldo, también de Minas Gerais un fragmento de cráneo con maxilar izquierdo y derecho con dentición completa, porciones de la mandíbula con dientes, un húmero y un pié derecho completo.

Los restos depositados en el MCN proceden en su mayor parte de la gruta de Toca dos Ossos, Ouro-lândia, Estado de Bahía, con abundantes restos de *Equus (Amerhippus)* e *Hippidion*, concretamente: nueve húmeros (dos completos); ocho fémures (dos completos); seis radios (dos completos) y tres restos de oleocráneo; cuatro escápulas bastante completas; dos MtIII y un MtIV; cinco McIII más dos articulaciones distales y un McIV; cuatro calcáneos; tres astrágalos; seis 1FIII; dos 2FIII; ocho 3FIII; tres naviculares; un ectocuneiforme; dos carpales soldados (1°+2°); un pisiforme; un magnum; un hamatum; y once incisivos completos, siete fragmentos de incisivos, y un canino roto. Los restos de dientes de *Hippidion* se resumen en: un fragmento de medio cráneo, mas la serie derecha aislada del mismo cráneo encontrado en la gruta del Túnel, Municipio de Santana, Estado de Bahía; el material que citamos a continuación, procedente también de la Toca dos Ossos: dos maxilares, prácticamente con todos los dientes; cuatro fragmentos de mandíbulas (una bastante completa); treinta y cinco dientes superiores aislados (2 D2, 5 D3-4, 6 P2, 8 P3-4, 12 M1-2, 2 M3); y treinta y siete inferiores aislados (2 d2, 1 d3-4, 3 p2, 13 p3-4, 14 m1-2, 4 m3). Los restos de *Equus (Amerhippus)*, también de la última gruta citada, se reducen a un cráneo del que se conserva la serie derecha e izquierda y parte de

la cavidad endocraneana, a parte hay un fragmento de maxilar con P4 y M1, y un fragmento de mandíbula con p2 y p3; dieciséis dientes aislados superiores (3 P2, 3 P3-4, 5 M1-2, 5 M3), diecinueve inferiores aislados (1 d3-4, 2 p2, 7 p3-4, 6 m1-2, 3 m3). Asimismo se encuentran en este Museo unos restos procedentes de la región de Lagoa Santa: dos 1FIII, una de *Hippidion* y otra de *Equus (Amerhippus)*; una 2FIII, una 3FIII, un MtIII, + navicular, ectocuneiforme y cuboides de *Equus (Amerhippus)*; además hay un calcáneo y dos astrágalos.

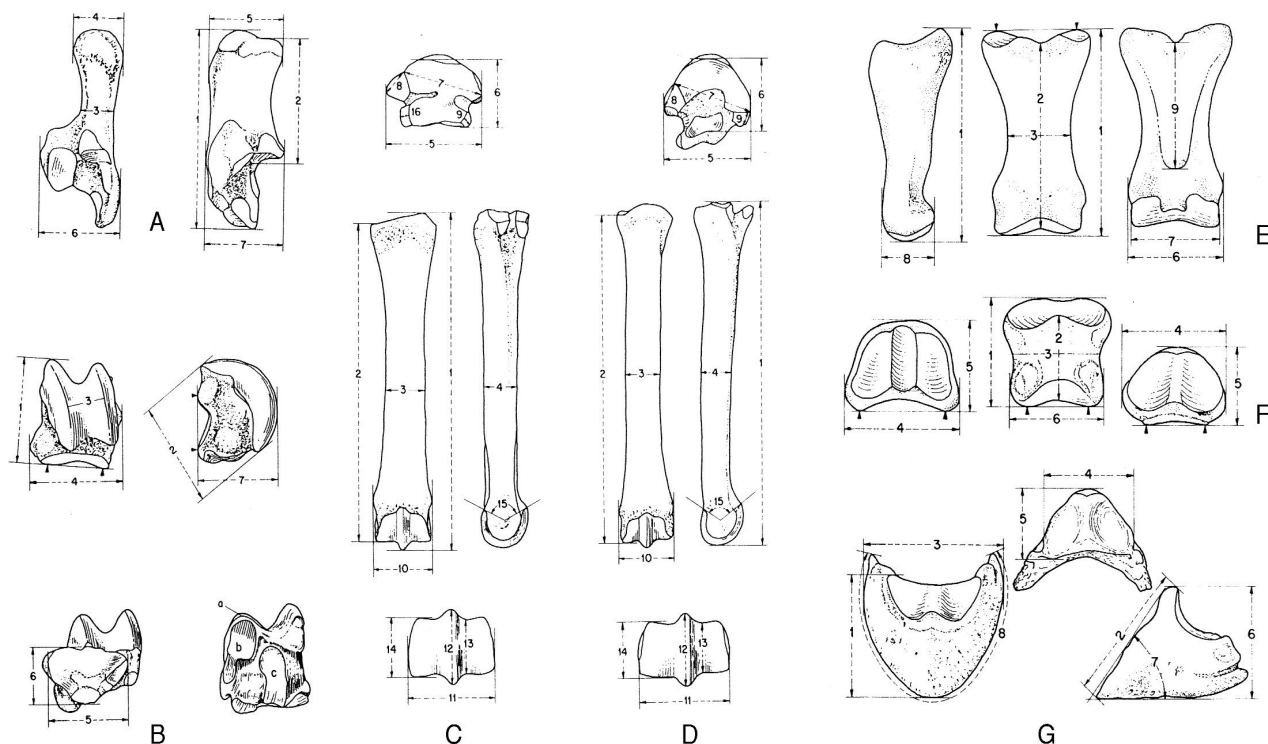
Desde el punto de vista metodológico las variables cuantificadas son las propuestas en la "Hipparion Conference" para el estudio de los équidos (Eisenmann *et al.*, 1988), ver figura 2. Todas las dimensiones son expresadas en milímetros.

A fin de comparar estos materiales con los procedentes de otras localidades de América del Sur hemos realizado los análisis incluyendo los datos de restos dentarios y del esqueleto apendicular tanto de *Equus* como *Hippidion* estudiados por Alberdi y Prado (1993) y Prado y Alberdi (1994). Se ha realizado un análisis discriminante (DA) sobre 127 1FIII, 57 McIII y 73 MtIII de *Equus (Amerhippus)*, y 46 1FIII, 28 McIII y 35 MtIII de *Hippidion* a partir de las dimensiones especificadas en los cuadros 1 a 3 (ver Apéndice). Este análisis nos permitirá clasificar los ejemplares de Brasil en los agrupamientos obtenidos previamente mediante el análisis de componentes principales (Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1994). Los detalles sobre estos análisis se pueden encontrar en Marcus (1990) y Reymont (1991).

## Paleontología sistemática

Alberdi (1987) analizó los caracteres taxonómicos que diferencian los distintos géneros de "hippidiformes" en la literatura correspondiente de América del Sur y llegó a la conclusión de que estos caracteres no son válidos a nivel genérico; en consecuencia propuso que todas las formas de "hippidiformes" se incluyeran en el género *Hippidion* (no *Hippidium*) de acuerdo con las reglas de Nomenclatura Zoológica.

Alberdi y Prado (1992, 1993) revisaron los restos de "hippidiformes" de Argentina y Bolivia principalmente y llegaron a la conclusión de que en la Región Pampeana y en el yacimiento de Tarija (Bolivia) estaban presentes dos "hippidiformes", *Hippidion principale* e *Hippidion devillei*. Así mismo, observaron ciertas variaciones en las proporciones de los miembros de ambas especies entre un área y otra. Por su parte, mantuvieron la especie *Hippidion saldiasi* para los especímenes provenientes de la Patagonia austral, que presentan una particular morfología en sus extremidades (Alberdi *et al.* 2001). Prado y Alberdi (1994) llevaron a cabo un análisis similar con los restos de "equidiformes" de las distintas localidades de América del Sur, a partir de las poblaciones de



**Figura 2.** Nomenclatura de las dimensiones de los huesos del esqueleto apendicular: **A** = calcáneo; **B** = astrágalo; **C** = metacarpiano; **D** = metatarsiano; **E** = primera falange; **F** = segunda falange; **G** = tercera falange. Los números indican las diferentes dimensiones siguiendo las recomendaciones de la "Hipparion Conference" (Eisenmann et al., 1988). / *Nomenclature and graphic representation of the measurements of the appendicular skeletal bones: A = calcaneum; B = astragale; C = metacarpian; D = metatarsian; E = first phalanx; F = second phalanx; G = third phalanx. The numbers correspond to different measurements following the recommendations of the "Hipparion Conference" (Eisenmann et al., 1988).*

Ecuador, Bolivia y Argentina, hasta aquel momento las más numerosas. En ese trabajo concluyen que todas las formas de "equidiformes" de América del Sur deben incluirse en *Equus (Amerhippus)*, siguiendo a Hoffstetter, y revalidan cinco especies: *Equus (Amerhippus) andium* Branco en la cordillera de Los Andes ecuatorianos, *Equus (Amerhippus) insulatus* en Tarija (Bolivia), *Equus (Amerhippus) neogeus* para las localidades de Brasil y Argentina, *Equus (Amerhippus) santealeenae* restringida a los restos de la península de Santa Elena en Ecuador y *Equus (Amerhippus) lasallei* referida a un cráneo descubierto en la sabana de Bogotá (Porta, 1960), difícil de atribuir a alguna de las otras cuatro especies por carecer de restos del esqueleto apendicular y poseer un cráneo enorme, el más grande en talla encontrado hasta la actualidad en América del Sur.

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Familia EQUIDAE Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Subgénero *Amerhippus* Hoffstetter, 1950

1950 *Amerhippus* Hoffstetter, p. 433, figs. 2, 3 y 4.

1952 Hoffstetter, p. 233-245, figura 61, incluye en el subgénero *Amerhippus*: *Equus* (parte), auct.; *Neohippus* (parte) Abel, 1913, 1914, 1919; Spillmann, 1931, 1938; *Hippidium* Spillmann, 1931, non *Hippidium* Burmeister, 1875, nec *Hippidion* Owen, 1869.

**Especie tipo.** *Equus (Amerhippus) andium* Branco, 1883, ex Wagner, 1860.

**Distribución geográfica.** América del Sur hasta los 39° latitud Sur.

**Distribución estratigráfica.** Los restos de *Equus (Amerhippus)* proceden de diferentes niveles del Pleistoceno medio y superior de América del Sur, en su mayoría de las edades mamífero Ensenadense y Lujanense.

**Diagnóstico del subgénero.** *Equus (Amerhippus)* tiene un cráneo grande con una afilada y marcada cresta supraoccipital. Este cráneo es proporcionalmente grande con relación al esqueleto postcraneal, y presenta una estrecha y ligeramente excavada región preorbital y nasal. En general, se observa una separación ventral entre los cóndilos occipitales. El vómer tiene una peculiar disposición que alcanza el proceso palatino del maxilar anterior al palatino. Los dientes superiores tienen protoconos triangulares. En el protocono la parte distal es más larga que la mesial, y en algunos casos se observan pliegues en su esmalte. En los bordes de las prefosetas y postfosetas de los dientes superiores se observan pocos pliegues desarrollados. Las mandíbulas son robustas y en la superficie oclusal de los dientes inferiores se observa que el doble bucle (lazo: metacónido-metastílido), es redonde-

ado y angular respectivamente. El linguaflexido es, en general, somero y más angular sobre P3-P4 y más abierto sobre m1-m2. El ectoflexido varía desde profundo a somero y sólo en algunos m3 entra en contacto con el linguaflexido. El esqueleto apendicular, en general, presenta un cierto acortamiento de la parte distal de las extremidades, pero no tanto como en *Hippidion*, y más acentuado sobre la flexión distal del metatarsal. En general, todas las especies tienen metápodos robustos y el índice de gracilidad (IG) varía dentro de los límites de robustez de este subgénero.

### ***Equus (Amerhippus) neogaeus* Lund, 1840**

Figuras 3; 7.A

1840 *Equus neogaeus* Lund, p. 318-319. Indica la existencia de un metatarso, sin figurarlo.

1845 *Equus curvidens* Owen, p. 235, figurado en 1840, PL. 32, figs. 13 y 14.

1846 *Equus neogaeus* Lund, Tab. 49, fig. 5.

1846 *Equus* aff. *caballus* Lund, Tab. 49, fig. 4.

1881 *Equus lundii* Boas, p. 307; Tab. 1, fig. 9; Tab. 2, figs. 10 a 20.

1952 *Equus (Amerhippus) neogaeus* Lund-Sefve, en Hoffstetter, p. 236.

1981 *Equus (Amerhippus) vandonii* Souza Cunha, p. 5-6, Láminas 1, 2 y 3.

**Lectotipo.** Como el “tipo” no fue designado formalmente, Souza Cunha (1971) identificó como “lectotipo” el McIII derecho, número 866, colectado en la “Gruta do Caballo” (región de Lagoa Santa) por Lund y depositado en la colección Lund del Zoologiske Museum de Copenhague (Dinamarca) (figura 3.D).

**Distribución geográfica.** Valle del Rio das Velhas (diversas grutas de la región de Lagoa Santa, *sensu lato*); Araxá, Montes Claros y Francisco Sá en el Estado de Minas Gerais; São Raimundo Nonato en Piauí; Itapipoca en Ceará; Curimatã en Paraíba; Pesqueira en Pernambuco; Ourolândia en Bahia y Corumbá en Mato Grosso do Sul.

**Distribución estratigráfica.** Pleistoceno superior de Brasil.

**Descripción.** Entre los restos fósiles procedentes de las localidades brasileñas sólo hay ejemplares de huesos largos en la localidad de Toca dos Ossos, a excepción de un húmero procedente de Lagoa Santa (cuadro 4, ver Apéndice), y no se ha encontrado hasta ahora ningún resto de tibia. Los restos completos de huesos largos suelen ser escasos y las diferencias entre los que corresponden a *Equus (Amerhippus) neogaeus* y *Hippidion principale*, ambos de tamaño grande, reducidas. Por ello damos las medidas en la cuadro 4 con el fin de que puedan ser útiles en trabajos posteriores, cuando los hallazgos sean más numerosos.

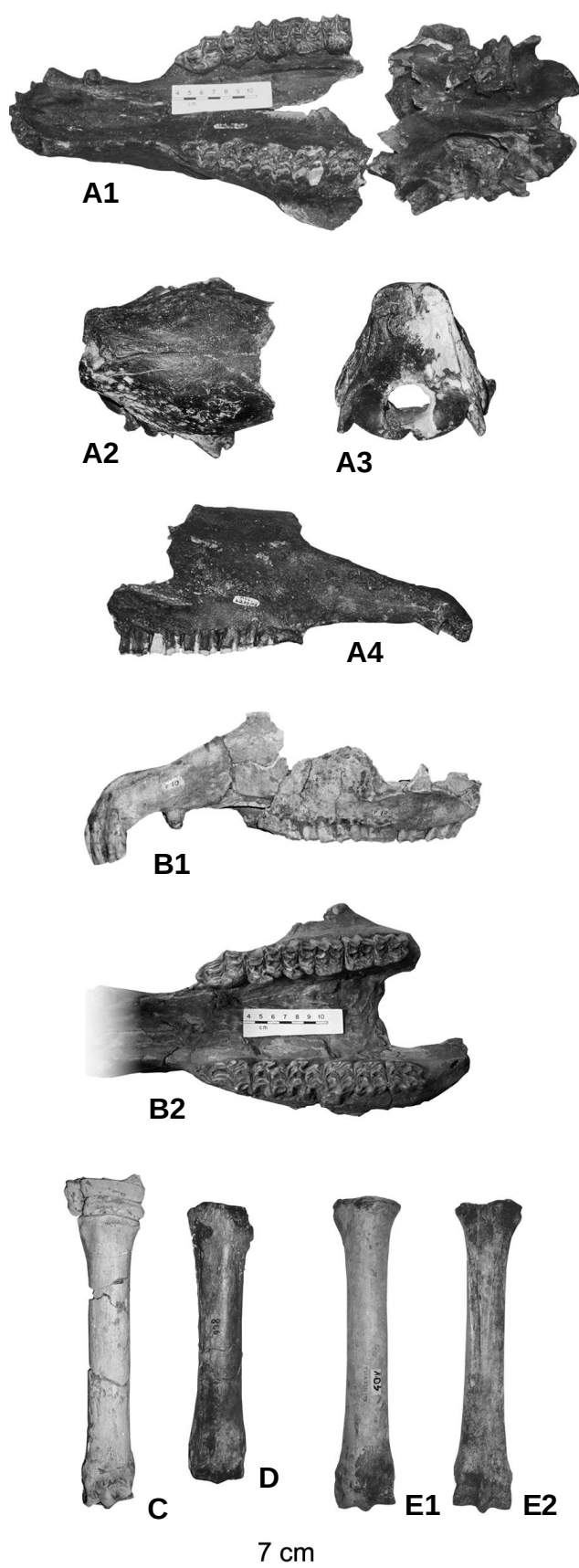
De los restos procedentes de las localidades brasileñas especificados más arriba, se pueden asignar sin duda a la especie *Equus (Amerhippus) neogaeus* los siguientes: diez 1FIII procedentes ocho de Lagoa Santa

y dos de Toca dos Ossos; dos astrágalos de Lagoa Santa; cuatro calcáneos: dos de Toca dos Ossos, uno de Lagoa Santa y otro de Lage Grande, Alagoinha (Pesqueira); tres McIII de Lagoa Santa, y tres MtIII de Lagoa Santa (figura 3.C), y Lage Grande (figura 3.E), Alagoinha, Pesqueira.

Del análisis morfológico y morfométrico de estos restos deducimos que todos corresponden a una misma especie. Por su tamaño y morfología corresponden a un caballo grande y dentro de *Equus (Amerhippus)* sus caracteres y dimensiones indican su proximidad con la especie *Equus (Amerhippus) neogaeus* (cuadros 1 a 3; figura 4).

El ejemplar P-70, depositado en el MHN, corresponde a un fragmento de cráneo de *Equus (Amerhippus)* procedente del Municipio de Confins, Lapa do Galinheiro, region de Lagoa Santa, que conserva las series derecha e izquierda y parte de la sínfisis. Las dimensiones que se pueden tomar son: longitud del hocico (1) = 137; longitud del paladar (2) = 155; longitud de la serie premolar (7) = 91 derecha y 93 izquierda; longitud de la serie molar (8) = 78 y 80 respectivamente; longitud de la serie dentaria molares + premolares (9) = 170 y 171 respectivamente; anchura del paladar (13) = 72; mínima anchura del hocico (14) = 44; anchura del hocico (15) = 72,2; longitud de la hendidura naso-incisival (30) = 175; además en la serie derecha se conserva un resto de P1 muy pequeño: la distancia entre P2 y I3 = 101,5; P1-I3 = 99; C-I3 = 36; C-P1 = 56; en la serie izquierda P2 está roto y queda la huella de P1: P2-I3 = 107; P2-C = 61; C-I3 = 37,2; I1-I3 izq. = 46, están bastante desgastados pero todavía conservan el infundibulo. La hendidura nasal llega a nivel mesial de P2. La cresta facial empieza a nivel del mesostilo de P4. El borde anterior del vómer se sitúa a nivel del protocono de M3. Los dientes están bastante desgastados, y sus dimensiones están resumidas en el cuadro 5, ver Apéndice (figura 3.B). La morfología de los dientes es típica de *Equus (Amerhippus)* con protoconos subtriangulares, un pliegue caballino, número de pliegues en las fosetas reducidos, el hipocono en general perdiéndose por el desgaste, con seno distal entrante y seno lingual reducido. Los estilos anchos en premolares y estrechos y finos en molares. En la serie izquierda el hipocono de M3 está aislado en el interior.

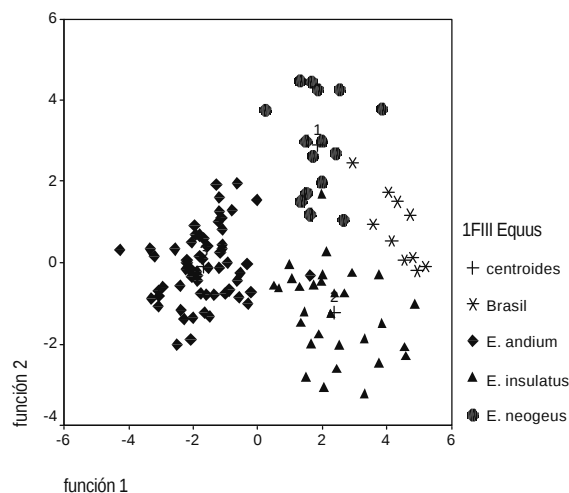
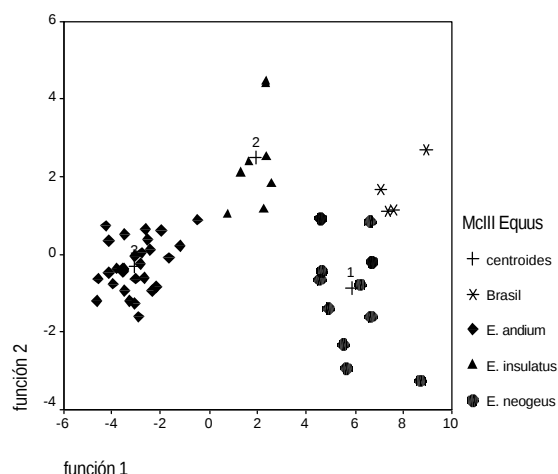
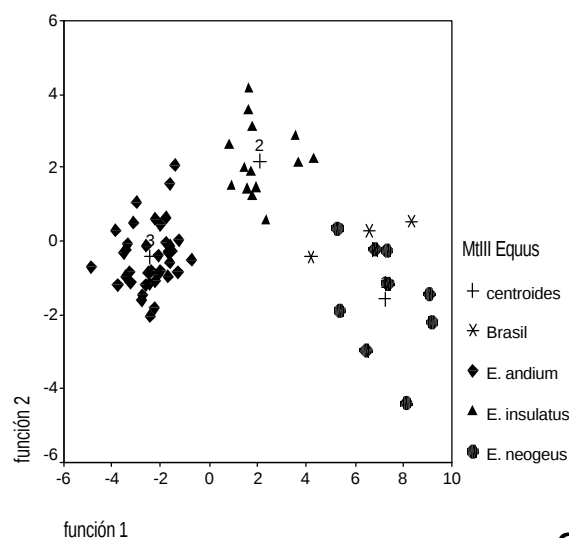
En la localidad de Toca dos Ossos también hay un cráneo de caballo prácticamente entero pero en tres trozos: MCL-6200/01 cavidad endocraneana y parte posterior del cráneo, MCL-6200/02 serie izquierda y parte de la sínfisis, y MCL-6200/03 serie derecha con la sínfisis y parte de la cara (figura 3.A). Todos estos fragmentos pertenecen a un mismo individuo bastante viejo como se puede deducir de la conexión entre ellos. La serie dentaria izquierda conserva el canino bastante robusto (canino izquierdo 15/11,5 y altu-



ra 24) y parece existir un alvéolo vestigial del P1, y falta el M3. La longitud total de la serie debería ser algo mayor de 165 mm,  $P2-C = 62,3$ ;  $P2-P4 = 94,5$ ; la cresta facial comienza a hacer saliente a nivel anterior del mesostilo de P4; el foramen infraorbitario se sitúa a nivel posterior del parastilo de P4 y la distancia desde el foramen infraorbitario al borde del alvéolo de la dentición es 63 (dimensión 37). La serie derecha no conserva ni el canino ni alvéolo de P1, sin embargo la sínfisis conserva los alvéolos de los incisivos; su longitud debe estar entre 165 y 170,  $P2-P4 = 95$ ;  $P2-I3 = 103,3$ ; cresta facial al nivel del mesostilo de P4, la hendidura del nasal a nivel mesial al P2; el foramen infraorbitario a nivel del parastilo de P4; la distancia hasta el borde del alvéolo  $37 = 67,2$  (dimensiones de los dientes en cuadro 5). La parte posterior bastante entera y las medidas que se pueden tomar son: longitud del hocico (1) = 135; longitud del paladar (2) = 138 c.a.; anchura del paladar (13) = 92; mínima anchura del hocico (14) = 51; anchura del hocico (15) = 74,8; anchura occipital (20) = 62,5; anchura basio-occipital (21) = 122,5; altura del occipital (22) = 76; altura craneal (26) = 114; altura exterior del meato auditivo externo (27) = 16,2 i y 15 d; longitud de la hendidura naso-incisival (30) = 166. No se ve el borde de la parte anterior de las coanas.

Los restos dentarios procedentes de las localidades brasileñas son escasos pero morfológicamente re-

**Figura 3.** Restos fósiles de *Equus (Amerhippus) neogeus* de Brasil / Fossils remains of *Equus (Amerhippus) neogeus* from Brazil: **A**, fragmentos del cráneo CLM-6200/01-02-03 procedente de Toca dos Ossos (Estado de Bahía) y depositado en la Pontificia Universidad Católica de Minas Gerais: A1, vista ventral del conjunto; A2, vista dorsal del fragmento de la cavidad craneana; A3, vista posterior de la anterior; A4, vista lateral derecha de la cara y sínfisis / skull fragments CLM-6200/01-02-03 from Toca dos Ossos (Estado de Bahía), stored at the Pontificia Universidad Católica Collections, Minas Gerais: A1, general ventral view; A2, dorsal view of the cranial cavity fragment; A3, posterior view of the same; A4, right lateral view of the face and symphysis. **B**, fragmento del cráneo P-70 procedente del Municipio de Confins, Lapa do Galinheiro, región de Lagoa Santa (Minas Gerais) y depositado en el Museo de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais: B1, vista lateral izquierda; B2, vista ventral / skull fragment P-70 from Municipio of Confins, Lapa do Galinheiro, Lagoa Santa region (Minas Gerais), stored at Museo de Historia Natural, Universidad Federal de Minas Gerais: B1, left lateral view; B2, ventral view. **C**, MIII derecho P-215 procedente de la región de Lagoa Santa y depositado en el Museo de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais, en vista anterior / anterior view of right MIII P-215 from Lagoa Santa region, stored at Museo de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais. **D**, molde del tipo de *Equus (Amerhippus) neogeus* procedente de Lapa do Cavalo, en la región de Lagoa Santa (Minas Gerais), cuyo original, MIII derecho, está depositado en el ZMK con el número 866, en vista anterior / cast of right MIII in anterior view, type of *Equus (Amerhippus) neogeus*, from Lapa do Cavalo, Lagoa Santa region (Minas Gerais); the original is stored at ZMK, number 866. **E**, MIII derecho 40-V procedente del Sitio Lage Grande (Estado de Pernambuco) y depositado en el Museo Nacional de Rio de Janeiro. E1, vista anterior; E2, vista posterior / right MIII 40-V from Sitio Lage Grande (Estado de Pernambuco), stored at Museo Nacional de Rio de Janeiro. E1, anterior view; E2, posterior view.

**A****B****C**

tienen todos los caracteres de *Equus (Amerhippus) neogeus* (cuadro 5, ver Apéndice). Los resultados del DA que hemos realizados sobre las 1FIII, McIII y MtIII, son: los 8 ejemplares procedentes de las localidades de Lagoa Santa y los dos ejemplares de Toca dos Ossos se sitúan entre los restos más grandes de las 1FIII. El DA permite clasificar claramente cuatro falanges en *Equus (Amerhippus) neogeus* en tanto que las otras seis se ubican en el límite entre esta especie y *Equus (Amerhippus) insulatus*. Esto es debido a la dificultad de separar falanges anteriores de posteriores cuando no están en situación anatómica (figura 4.A). La primera función discriminante incluye el 69,2 % de la varianza total y la segunda el resto de la varianza. Los caracteres 3 y 7 son los que más contribuyen a la primera función. El DA de McIII permite clasificar todos los restos del Brasil en *Equus (Amerhippus) neogeus* (figura 4.B). La primera función discriminante incluye el 92,5 % de la varianza total y la segunda el resto de la varianza. Los caracteres 1 y 2 son los que más contribuyen a la primera función. El DA de los MtIII permite referir los materiales de Brasil en *Equus (Amerhippus) neogeus* (figura 4.C). La primera función discriminante incluye el 88,8 % de la varianza total y la segunda el resto de la varianza. Los caracteres 1 y 2 son los que más contribuyen a la primera función. Detalles de los valores medios de cada variable y la desviación típica de cada especie de *Equus (Amerhippus)* se encuentran en el cuadro 6 (ver Apéndice).

#### Género *Hippidion* Owen, 1869

1846 *Equus* Lund pp. 33-35, Tab. XLIX, figs. 2 y 4.

1891 *Onhippidium* Moreno, pp. 66-71.

1904 *Parahipparion* C. Ameghino, pp.273-274.

1910 *Hyperhippidium* Sefve, pp. 1-43, Tafel 1 a 6.

**Especie tipo.** Se considera *Hippidion principale* descrita por Lund (1940) y figurada en 1946 (Tab. XLIX, figs. 1, 3 y 5)

**Distribución geográfica.** El género *Hippidion* se conoce sólo de América del Sur. Concretamente de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador (sin localización exacta) y Perú. En Brasil se encuentra en las localidades especificadas más arriba (figura 1). Concretamente en: Taperoá (Paraíba), Municipio de Pedro Leopoldo y región de Lagoa Santa (Estado de Minas Gerais), Toca dos Ossos, Ourolândia y Municipio de Santana (Estado de Bahía).

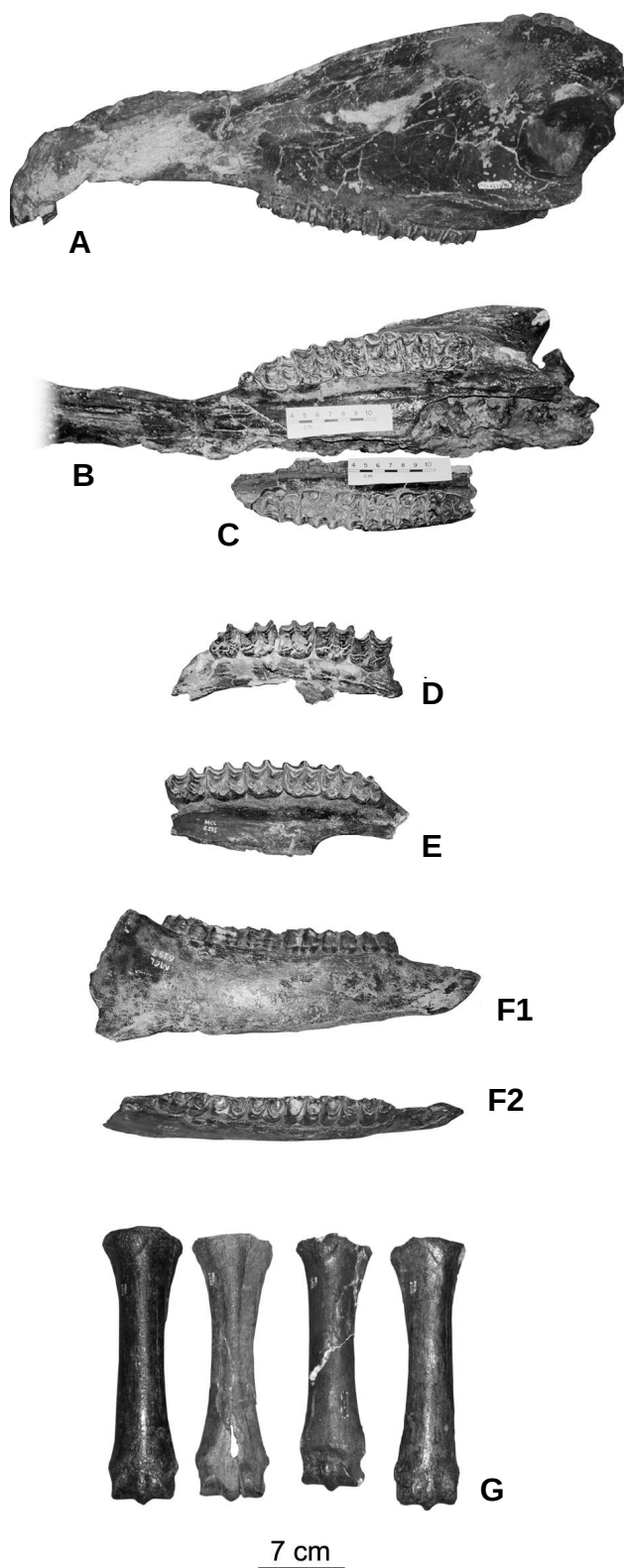
**Figura 4.** Análisis discriminante (DA) de 1FIII, McIII y MtIII de *Equus (Amerhippus) neogeus* de las localidades brasileñas estudiadas en este trabajo comparadas con los restos de América del Sur estudiados por Prado y Alberdi (1994). **A**, primeras falanges del dedo central; **B**, metacarpianos III; **C**, metatarsianos III / *Discriminant analysis (DA) of 1FIII, McIII and MtIII of Equus (Amerhippus) neogeus from Brazilian localities studies in this paper compared with other remains from South America study by Prado and Alberdi (1994).* **A**, the first phalanges of the central digit; **B**, metacarpals III; **C**, metatarsals III.

**Distribución estratigráfica.** Los restos de *Hippidion* proceden de diferentes niveles del Plio-Pleistoceno de América del Sur. Los restos de Uquía, del Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior según Kraglievich (1934) son los más antiguos, que están datados en 2.5 Ma (Marshall *et al.*, 1982; Prado *et al.*, 1998). Como ya apuntamos más arriba, Tonni y Cione (2000) consideran que la cita más temprana debe corresponder a los niveles Vorohuenses de la zona de Miramar (provincia de Buenos Aires). Los más recientes proceden del límite Pleistoceno - Holoceno. Las localidades brasileñas con *Hippidion* están todas asignadas al Pleistoceno Superior.

**Diagnosis del género.** *Hippidion* se caracteriza por la retracción del nasal a nivel del M2 o posterior a M3. El hueso nasal es estrecho y largo en forma de estilete. La dentición es primitiva, tipo *Pliohippus*, con el protocono oval más o menos redondeado con el surco anterior y posterior más o menos desarrollado. La morfología dental varía en relación con el grado de desgaste y la edad de los animales. Las extremidades son robustas y monodáctilas, con los dedos segundo y cuarto reducidos sobrepasando escasamente la mitad de la longitud del tercer dedo.

La revisión taxonómica del género *Hippidion* fue llevada a cabo por Alberdi y Prado (1993), mediante análisis multivariantes sobre variables cuantitativas de los restos del esqueleto apendicular más significativos. Estos análisis indicaron la presencia de tres grupos distintos, que ellos correlacionan con las tres especies válidas que determinan (Alberdi y Prado, 1993).

**Figura 5.** Restos fósiles de *Hippidion principale* e *Hippidion devillei* de Brasil depositados en la Pontificia Universidad Católica de Minas Gerais: **A**, fragmento del cráneo 6277/01 de *Hippidion devillei* procedente de Santana (Estado de Bahía) en vista lateral izquierda; **B**, el mismo cráneo en vista ventral junto con **C**, la vista oclusal del maxilar superior derecho, MCL-6278, con P2-M3 del mismo cráneo; **D**, serie superior derecha MCL-6112 de *Hippidion principale* con P3-M3 procedente de Toca dos Ossos (Estado de Bahía) en vista oclusal; **E**, maxilar superior izquierdo MCL-6195 con P2-M3 de *Hippidion principale* procedente de Toca dos Ossos (Estado de Bahía) en vista oclusal; **F**, serie inferior derecha MCL-6197 con p2-m3 procedente de Toca dos Ossos (Estado de Bahía), **F1**, en vista lateral externa; **F2**, en vista oclusal; **G**, 4 McIII, 3 de *Hippidion principale* (MCL-6220 y MCL-6223 izquierdos, y MCL-6222 derecho) y 1 de *Hippidion devillei* (MCL-6221 izquierdo) procedentes de Toca dos Ossos (Estado de Bahía) / Fossils remains of *Hippidion principale* and *Hippidion devillei* from Brazil, stored at the Pontificia Universidad Católica Collections, Minas Gerais. **A**, skull fragment 6277/01 of *Hippidion devillei* from Santana (Estado de Bahía) in left lateral view; **B**, the same skull in ventral view, and **C**, right upper maxilla in occlusal view, MCL-6278, with P2-M3 the same individual; **D**, occlusal view of right upper row MCL-6112 of *Hippidion principale* with P3-M3 from Toca dos Ossos (Estado de Bahía); **E**, occlusal view of left upper maxilla MCL-6195 with P2-M3 of *Hippidion principale* from Toca dos Ossos (Estado de Bahía); **F**, right lower row MCL-6197 with p2-m3 from Toca dos Ossos (Estado de Bahía), **F1**, in buccal view; **F2**, in occlusal view; **G**, 4 McIII, 3 of *Hippidion principale* (MCL-6220 and MCL-6223 left, and MCL-6222 right) and 1 of *Hippidion devillei* (MCL-6221 izquierdo) from Toca dos Ossos (Estado de Bahía).



***Hippidion principale* (Lund, 1846)**

Figuras 5.D-F, G (parte) y 7.B

1846 *Equus principalis* Lund, p. 93, Lám. 49, fig.1.1869 *Equus arcidens* Owen, pp. 267-268, figurado en Owen, 1870, lám. 62, figs. 1 a 5.1881 *Equus neogaeus* Lund, en Boas, Lám. 2, figs. 21 a 26.1891 *Onohippidion munizi* Moreno, pp. 65-71, no figurado.1936 *Hippidion chilensis* Fuenzalida, pp. 52-57, figs. 3 a 5.1960 *Hippidion principalis* (Lund, 1846), en Souza Cunha, pp. 38-45, lám. 1, figs. 1 a 6.

**Holotipo.** Un P3-4 derecho (Lund lo asignó a un M2) de la cueva de Lagoa Santa, del Pleistoceno de Brasil, figurado por Lund (1846: lámina XLIX, fig. 1). Si bien se lo dio por perdido (Mones, 1986), está depositado en la Colección Lund del Zoological Museum, de Copenhague, con el número 3019, y su procedencia exacta es: "Lapa Come não bebe", una cueva de la región de Lagoa Santa.

**Localidad tipo.** Lagoa Santa (Estado de Minas Gerais).

**Distribución geográfica.** En Brasil habitó el territorio intertropical, habiendo registros en los Estados de Minas Gerais, Bahía, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará y Piauí. Posiblemente también en Rio Grande do Sul donde se encontraron restos identificadas como pertenecientes a *Hippidion* sp. Además se encuentra en otros países de América del Sur, como Argentina (Alberdi y Prado 1993, 1995; Alberdi *et al.*, 2001), Bolivia (Alberdi y Prado 1993, 1995), Uruguay (Ubilla y Alberdi, 1990), y Chile (Alberdi y Frassinetti, 2000).

**Distribución estratigráfica.** Edad Ensenadense al Lujanense (Pleistoceno Medio - Superior).

**Descripción.** MCL-6112, procedente de Toca dos Ossos, corresponde a un maxilar superior derecho con P3-M3, desgaste medio y bastante deteriorado. Longitud de la serie M1-M3 = 87, dimensiones de dientes en cuadro 5, ver Apéndice (figura 5.D). Estilos desarrollados en premolares y estrechos y alargados en molares. M3 en germen aún. Protocono e hipocono característicos y redondeados más bien pequeños, figuras características. La talla de este ejemplar entra dentro de la variabilidad de *Hippidion principale*.

MCL-6195 es un maxilar izquierdo con P2-M3 procedente de Toca dos Ossos, joven, presenta aún las figuras sin formar del todo, con protocono e hipocono angulosos sub-trianguulares, parastilo de P3 y P4 anchos con surco claro, en M1 y M2 pequeños y estrechos, mesostilos estrechos y alargados en todos, más en molares que en premolares. M3 todavía en germen y P2 muy acortado mesialmente. El foramen infraorbital parece que se encuentra más o menos a nivel del parastilo de P4 o posterior a él. Morfología dentaria, aún sin formar del todo, es característica de "hippidiformes". Longitud total de la serie dentaria

P2-M3 = 173; P2-P4 = 91; M1-M3 = 86. La talla de este ejemplar también entra dentro de la variabilidad de *Hippidion principale*. Dimensiones de los dientes en cuadro 5 (figura 5.E).

Hay 4 fragmentos de mandíbula pero sólo uno conserva la serie dentaria entera: MCL-6197. Es un fragmento derecho sin huella ni resto de p1, fuerte y robusta relativamente joven, m3 aún está algo germinal, premolares más grandes que molares, con mucho cemento, y morfología típica de *Hippidion* de talla más bien grande. Se pueden tomar las siguientes dimensiones: serie p2-p4 = 88; serie m1-m3 = 88,5; p2-m3 = 178; altura de la mandíbula posterior a m3 = 89,5; altura de la mandíbula entre p4-m1 = 60; altura de la mandíbula en la parte anterior a p2 = 49 (dimensiones de los dientes en cuadro 5, figuras 5.F1-2).

Los restos dentarios aislados de estos animales, no muy numerosos, tienen una morfología característica que da lugar a su clara determinación genérica. Sus dimensiones tanto en superficie oclusal como en la base indican una amplia variabilidad, que en el caso de los P3-4/p3-4 y M1-2/m1-2 podría indicar la presencia de dos formas, lo cual es un dato más a favor de la posible presencia de dos especies de *Hippidion* en Toca dos Ossos: *H. principale* e *H. devillei* (cuadro 5, ver Apéndice).

***Hippidion devillei* (Gervais, 1855)**

Figuras 5.A-C, G(parte)

1855 *Equus devillei* Gervais, p. 35, Lám. 7, figs. 11 y 12.1889 *Hippidium nanum* Burmeister, p. 10, Lám. 11, fig. 6.1893 *Hippidium bolivianum* Philippi, p. 88, no figurado.1908 *Onohippidion peruanum* Nordenskiöld, p. 16, figs. 5 a 7.1912 *Parahipparion burmeisteri* Sefve, p. 109, Lám. 1, fig. 10 y Lám. 2, fig. 19.1934 *Hippidium uquiense* Kraglievich, p. 403, no figurado. Figurado por Fernández Álvarez, 1959.1957 *Hypohippidium humahuquense* Fernández Álvarez, pp. 85-95, figs. 1 a 53.

**Holotipo.** Una serie inferior izquierda, p2-m3 (TAR-687), y un astrágalo derecho (TAR-675) procedentes de la localidad de Tarija (Bolivia), depositados en el Instituto de Paleontología del MNHN (Paris), figurados por Gervais (1855: Lámina VII, figs. 11 y 12).

**Localidad tipo.** Uquía (Jujuy, Argentina).

**Distribución geográfica.** Uquía y Barro Negro en Jujuy, San Luis y varias localidades en la provincia de Buenos Aires en Argentina. Tarija y Ulloma en Bolivia y Tirapata en Perú (Alberdi y Prado, 1993). En Brasil se encuentra en Santana y Toca dos Ossos en el estado de Bahía y posiblemente en la región de Lagoa Santa (Minas Gerais)

**Distribución estratigráfica.** Piso - Edad Marplatense (*sensu* Cione y Tonni, 1995) o Uquiense (Plioceno Superior). También se encuentra en niveles del Ensenadense (Tarija, Bolivia) y en el yacimiento de

Barro Negro (Jujuy, Argentina), datado como Pleistoceno Tardío, Lujanense (Alberdi *et al.*, 1986).

**Descripción.** Los materiales identificados con las siglas MCL-6277/02 y MCL-6277/01 son dos fragmentos del lado izquierdo de un cráneo de *Hippidion* de talla grande procedentes de Santana (SO del Estado de Bahía, figuras 5.A-B), el segundo corresponde a un fragmento de la órbita. El primero conserva prácticamente medio cráneo, exceptuando la parte posterior a la órbita. Estos representan un cráneo muy estrecho, con sínfisis estrecha e incisivos dispuestos en semicírculo, quizás algo más alargada debido posiblemente a ligera compresión lateral. Además se encuentra la serie dentaria (MCL-6278, figura 5.C), que corresponde a la serie derecha del mismo cráneo que está aislada pero encaja con el anterior en un punto (las dimensiones de los dientes en el cuadro 5). Ambas series corresponden a un adulto joven donde las figuras de M3 aún no están formadas del todo.

En el fragmento izquierdo observamos una sínfisis larga y estrecha, con la hendidura nasal profunda que llega en su parte más distal a nivel del M3 y a nivel de la parte anterior de la órbita, que es grande y semicircular. No se observa fosa preorbital dorsal, solamente una ligera depresión en la zona. La cresta facial hace saliente a nivel posterior del parastilo de M1. La parte mesial de las coanas se sitúan a nivel de M1/M2. El foramen inferorbital está más o menos situado en la zona deprimida y a nivel de P4/M1. Conserva la serie dentaria incluido un P1 reducido. Los caninos no muy grandes y los incisivos gastadísimos. La parte anterior al P1 presenta una ligera hendidura que podría corresponder a un resto de fosa malar. Entre las dimensiones que se han podido tomar están: longitud del hocico (1) = 203 (sólo hasta P1 = 193); longitud del paladar (2) = 123 (incluyendo P1 = 140); longitud de la serie premolar P2-P4 (7) = 85 (incluido P1 = 99); longitud de la serie molar M1-M3 (8) = 79; longitud del P2-M3 (9) = 161 (incluyendo el P1 = 176); longitud de las coanas (10) = 104 c.a.; anchura mínima del hocico (14) = 36 c.a.; anchura del hocico a nivel de I3 (15) = 47; distancia entre el prostion y el proceso orbital distal (23) = 470 c.a.; longitud de la hendidura nasoincisival (30) = 418; longitud yugal (31) = 0, están en línea la parte distal de la hendidura nasal y la parte anterior de la órbita; altura desde la parte posterior del foramen infraorbital hasta el borde alveolar (37) = 70; serie I1-I3 izquierdos = 40.

La serie derecha no conserva el P1, se observa la huella, LT P2-M3 = 164,5 (medida 9); P2-P4 = 87 (medida 7); M1-M3 = 79 (medida 8). La morfología dentaria es la característica de *Hippidion* con el dibujo redondeado, pocos pliegues y el protocono oval y ligeramente vuelto hacia dentro en el extremo distal y de

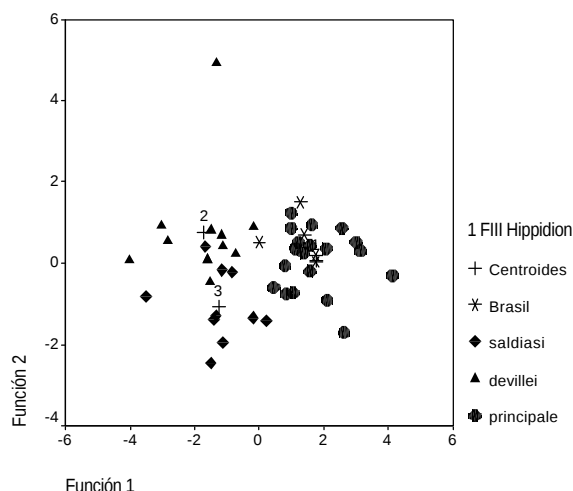
talla grande. Dimensiones de los dientes en cuadro 5, ver Apéndice.

Las dimensiones de las series molar y premolar se ajustan a las dimensiones del rango de variabilidad de *Hippidion devillei*. Sin embargo, el número reducido de dimensiones que se pueden tomar del cráneo entran en la variabilidad de *Hippidion principale*, si bien esto puede ser debido a que la deformación observada en el sentido longitudinal del cráneo, afecta de manera especial a las dimensiones 1 y la 2. Por otra parte, el único cráneo de *Hippidion devillei* procedente de Tarija, es incompleto y sólo disponemos de las dimensiones de las series dentarias.

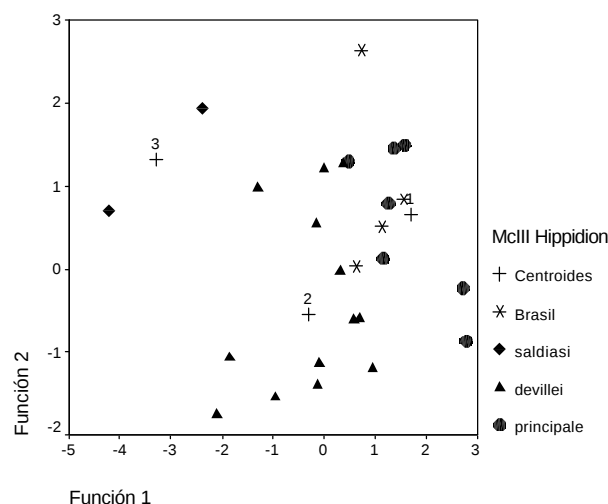
### Esqueleto apendicular de *Hippidion principale* (Lund, 1846) e *Hippidion devillei* (Gervais, 1855)

Como ya hemos apuntado en la descripción de los restos de *Equus (Amerhippus) neogeus* sólo hay ejemplares de huesos largos en la localidad de Toca dos Ossos, a excepción de un húmero procedente de Lagoa Santa (cuadro 4). Las diferencias entre los huesos largos de *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Hippidion principale* no son acusadas y están más en las proporciones del conjunto que en sus longitudes. Esto, unido a que son escasos los restos de huesos largos completos de équidos en las localidades de América del Sur, nos aconseja dar las medidas de estos huesos en el cuadro 4 sin especificar ni su determinación genérica ni específica. Esperamos que nuevos hallazgos permitan afinar en su determinación. Se podría señalar que el fragmento de diáfisis de húmero -MCL-6237-, la articulación distal de radio -MCL-6218-, y el fragmento de diáfisis de fémur -MCL6239-, corresponden a un tamaño menor que los otros restos, lo que podía apuntar la presencia de restos de *Hippidion devillei* entre ellos.

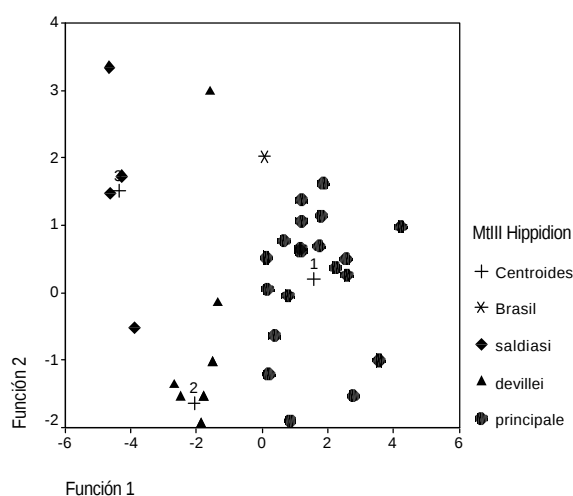
Los otros restos del esqueleto de *Hippidion* procedentes de las localidades brasileñas descritas en este trabajo se reducen a cinco 1FIII procedentes cuatro de Toca dos Ossos y una de Lagoa Santa; cinco astrágalos procedentes dos de Lagoa Santa y tres de Toca dos Ossos, todos de talla media; tres calcáneos, dos procedentes de Toca dos Ossos, uno de talla grande y otro media, y una de Lagoa Santa de talla media; cuatro McIII procedentes de Toca dos Ossos (figura 5.G); un MtIII procedente de Toca dos Ossos de talla grande (cuadros 1 a 3). En algunos casos, estos son difíciles de adscribir a una u otra especie. Los resultados del DA que hemos realizado sobre las 1FIII, McIII y MtIII, han suministrado los siguientes resultados (figura 6). El DA de las 1FIII indica que cuatro falanges corresponden sin dudas a *Hippidion principale* (tres de Toca dos Ossos y una de Lagoa Santa). La falange que resta de Toca dos



A



B



C

Ossos (MCL-6227) está muy rodada, en consecuencia el análisis la sitúa próxima a las falanges de *Hippidion devillei*, pero analizando comparativamente todas las dimensiones del ejemplar, si se conservase en buen estado, se encontraría entre las falanges de *H. principale* (figura 6.A). La primera función discriminante incluye el 100 % de la varianza total, en tanto que los caracteres 1 y 2 son los que más contribuyen a esta función. Los resultados del DA en los McIII permiten afirmar que tres metacarpianos de Toca dos Ossos corresponden sin duda a *Hippidion principale*. El metacarpiano (MCL-6221) que resta, de la misma localidad, se sitúa más cerca de los ejemplares de *Hippidion devillei*, sin embargo, el análisis detallado de sus dimensiones, a pesar de ser relativamente más cortas sus longitudes, indica una extremidad distal enorme tal como las que presentan los ejemplares de *Hippidion principale* (figura 6.B). La primera función discriminante incluye el 100 % de la varianza total y los caracteres 1 y 2 son los que más contribuyen a esta función. El DA de los MtIII permite clasificar al metatarsiano de Toca dos Ossos en *Hippidion principale* (figura 6.C). Como en el caso anterior los caracteres 1 y 2 son los que más contribuyen a la primera función.

### Origen y dispersión de équidos en América del Sur

Simpson (1980) sostuvo que los hipidiformes son un grupo homogéneo, propio de América del Sur y estrechamente emparentado con *Pliohippus* y que su diversificación podría haber ocurrido en el extremo sur de América del Norte o más probablemente en América Central. Simpson propuso esta hipótesis en base a un registro de *Pliohippus* en el Plioceno Inferior de Honduras. Por su parte, MacFadden (1997) sostiene que los restos provenientes de Wikieup (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de Arizona) descriptos por MacFadden y Skinner (1979) son referibles a los géneros *Hippidion* y *Onohippidium*, y sostienen que ambos géneros se han originado y diversificado en América del Norte previamente al Gran Intercambio Biótico Americano. Esta hipótesis ha sido discutida y rechazada en dos trabajos recientes (Alberdi y Prado,

**Figura 6.** Análisis discriminante (DA) de 1FIII, McIII y MtIII de *Hippidion principale* y *Hippidion devillei* de las localidades brasileñas estudiadas en este trabajo comparadas con los restos de América del Sur estudiados por Alberdi y Prado (1993). **A**, primeras falanges del dedo central; **B**, metacarpianos III; **C**, metatarsianos III / Discriminant analysis (DA) of 1FIII, McIII and MtIII of *Hippidion principale* and *Hippidion devillei* from Brazilian localities studies in this paper compared with other remains from South America studies by Prado and Alberdi (1993). **A**, first phalanges of the central digit; **B**, metacarpals III; **C**, metatarsals III.

1993, 1998). Estos autores sostienen que los restos en cuestión deberían asignarse a una especie de *Pliohippus*, un grupo de équidos muy homogéneo, que se caracterizan por una morfología dentaria primitiva unida a extremidades gráciles (índice metatarsal tomado de MacFadden (1997: 205, 210, 213) GRTL / MDSH, en *Onohippidion galushai* (siguiendo a MacFadden) el índice está entre 8 y 11, mientras que *Hippidion principale* está en 5,7 y *Hippidion devillei* en 6. Los metápodos de los dedos laterales II y IV soldados, sobrepasando la mitad de la longitud del metápodo III. Los cráneos presentan una fosa preorbital dorsal desarrollada pero poco profunda y abierta hacia delante. La escotadura nasal está retraída a nivel del P3-P4. Estos estados de los caracteres, en nuestra opinión, contrastan con la morfología que presentan en las especies de *Hippidion* de América del Sur. En estos últimos los McIII y MtIII son muy robustos y presentan un acortamiento longitudinal, acompañado con un ensanchamiento transversal acusado (reflejado en el índice de gracilidad). Asimismo, la morfología de la fosa preorbital, a la que MacFadden asigna un valor diagnóstico, es un carácter, en nuestra opinión, bastante variable en *Hippidion* (véase discusión en Alberdi y Prado, 1998).

En un análisis cladístico publicado recientemente, Prado y Alberdi (1996) estudian las relaciones filogenéticas de las distintas especies de caballos fósiles de América del Sur con otros representantes de la tribu Equini. Esta tribu es un grupo monofilético, caracterizado por una sinapomorfía: protocono de los molares superiores conectado con el protofo. En el análisis se incluyen catorce especies además de "*Onohippidion*" *galushai* y las especies de *Hippidion* de América del Sur. En dicho trabajo reconocen dos subtribus: Protohippina (*Protohippus* y *Calippus*) y Pliohippina subtribu nueva (*Pliohippus*, *Hippidion*, *Dinohippus*, *Astrohippus* y *Equus*). Sobre la base de este análisis sostienen que *Hippidion* es un grupo de especies monofilético sin evidencias de relación con "*Onohippidion*" *galushai* de América del Norte. *Hippidion* se caracteriza por una sinapomorfía: metápodos robustos. En dicho cladograma la ramificación del grupo *Hippidion* se produce muy temprano dentro de la filogenia de los Equini si bien su primera aparición en el registro fósil es más tardía (véase Prado y Alberdi, 1996: text-fig. 8, p. 673). La radiación de la subtribu Pliohippina se registra en el Plioceno Tardío de América del Norte (Edades Hemphiliense y Blanquense) cuando predominan los ambientes de planicies abiertas con pastizales y condiciones áridas (Webb, 1977). Los miembros más australes de este clado en América del Norte tal vez se dispersaron en América Central antes o al comienzo del Gran Intercambio Biótico Americano (*sensu* Webb, 1985). *Hippidion* es una forma endémica de América del Sur

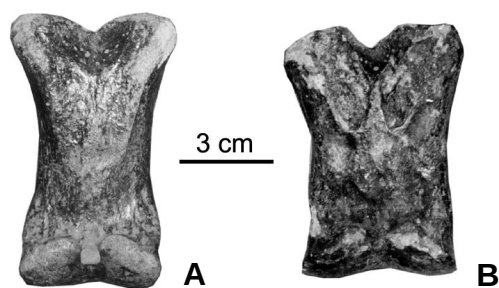
y su diversificación tuvo lugar en alguna región del norte de América del Sur (incluso en América Central). Los primeros registros de este género provienen de sedimentos de Edad Mamífero Uquiense. En efecto, el registro de *Hippidion devillei*, en la sección media de la Formación Uquí en Esquina Blanca, está asociado con los registros de *Urotherium*, *Platygonus* cf. *P. uquiensis* Rusconi y *Promacrauchenia*. También en esta sección, pero con una ubicación estratigráfica más baja, se registra *Hippidion devillei*, asociado con un Scelidotheriinae cf. *Scelidotheridium* y *Microcavia*, *Urotherium*, *Promacrauchenia* y *Platygonus* que se hallan por debajo de la Toba 1, datada en 2,5 Ma (Walther *et al.*, 1996, 1998) y por encima de la toba datada en 3,7-3,8 Ma (LGM 201 en Marshall *et al.*, 1982). Si tenemos en cuenta el esquema bioestratigráfico propuesto por Cione y Tonni (1995), el registro de Uquí es el más antiguo y esto está apoyado por las dataciones radimétricas mencionadas (Prado *et al.*, 1998; 2000).

Por su parte, el género *Equus* se registra por primera vez en sedimentos de Edad Mamífero Ensenadense (Pleistoceno Medio) en Tarija, Bolivia. Este género, a diferencia de *Hippidion*, ya se encontraba diferenciado en América del Norte en el Plioceno y muy probablemente derive de alguna forma de *Dinohippus* (Bennett, 1980; MacFadden, 1984; Prado y Alberdi, 1996).

Un hecho significativo es que ambos grupos responden a patrones de diversificación distintos, los cuales están de alguna manera relacionados con el momento en que hacen su primera aparición en el registro. Estos patrones se repiten con algunas variaciones en varios grupos de inmigrantes norteamericanos. Entre los géneros que se registran más tardíamente (con registros seguros a partir del Pleistoceno Medio) no se verifican endemismos marcados y en la mayoría de los casos estos géneros se encuentran diferenciados como tales en América del Norte. Sirven como ejemplo los representantes de las familias Felidae, Tapiridae, Ursidae y Gomphotheriidae. En este patrón de dispersión y diversificación se ubicaría el género *Equus* entre los Equidae. Por su parte, los grupos que se registran con anterioridad, comienzan a mostrar endemismos. En este grupo se ubicarían los representantes de las Familias Camelidae, Canidae, Tayassuidae y entre los Equidae, el género *Hippidion*.

### Consideraciones paleoecológicas

Los équidos son considerados excelentes indicadores paleoambientales. En gran medida esto se debe a la notable documentación que se tiene sobre su evolución y radiación adaptativa en el hemisferio norte. Sin embargo, las formas que ingresaron en América



**Figura 7.** Vista posterior de una 1PHIII de *Equus* (*Amerhippus*) con *trigonum phalangis* en forma de V y sobrepasando la mitad de la longitud de la falange, comparada con las de *Hippidion* con el *trigonum phalangis* corto y las inserciones musculares dobles: **A**, 1PHIII de *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* de Toca dos Ossos (MCL-6131); **B**, 1PHIII de *Hippidion* *principale* de Lagoa Santa (P-214) / Posterior view of the 1PHIII of *Equus* (*Amerhippus*) with V-shaped *trigonum phalangis* longer than half of the phalanx, compared with *Hippidion* with short *trigonum phalangis* with double ligament insertions. **A**, 1PHIII of *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* from Toca dos Ossos (MCL-6131); **B**, 1PHIII of *Hippidion* *principale* from Lagoa Santa (P-214).

del Sur representan el último jalón evolutivo de esta familia. Son todas formas monodáctilas que se registran en un intervalo temporal relativamente corto. No obstante, es posible inferir en función de las adaptaciones observadas en las formas actuales, ciertas adaptaciones a ambientes particulares. Si bien ambos géneros, *Hippidion* y *Equus*, arribaron en tiempos sucesivos, los dos produjeron tipos ecológicos similares, tal vez como consecuencia de una plasticidad genotípica común. En ambos géneros podemos encontrar dos tipos de caballos, unos pequeños, que se registran en ambientes de altura o en altas latitudes (por ejemplo *Equus* (*Amerhippus*) *andium* en zonas de cordillera, Ecuador, e *Hippidion* *saldiasi* Roth en las cuevas de la Patagonia extraandina) y formas más grandes registradas en sitios de llanuras, como por ejemplo *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae* en las llanuras costeras de la península de Santa Elena (Ecuador).

En general las especies de *Hippidion* son más robustas presentando una menor adaptación a las llanuras abiertas que las especies de *Equus* (*Amerhippus*). Esto es notable sobre todo a nivel de la morfología dentaria, donde el diseño de los pliegues de esmalte en *Hippidion* es más simple y los dientes son relativamente braquiodontos, que denota una adaptación a una dieta con poco material silíceo. MacFadden y Shockey (1997) analizan las dietas de los herbívoros de la localidad de Tarija (Bolivia), mediante los isótopos del carbono, y concluyen que las especies de hipidiformes en Tarija, son más de dieta mixta y la especie de *Equus* más pastadora. Posteriormente, MacFadden *et al.* (1999) analiza los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *Equus* desde el Ecuador hasta el sur de la provincia de Buenos Aires. En este trabajo los valores más positivos (estrictamente C4) corresponden

a los especímenes de *Equus* (*A.*) *santaeelenae* de la Carolina (Ecuador) y los especímenes de *Equus* (*A.*) *neogeus*, Toca dos Ossos (Bahía). En contraste, los especímenes *Equus* (*A.*) *neogeus* de la provincia de Buenos Aires indican una dieta mixta.

Otro carácter que permite inferir el hábitat es la morfología de la región naso-maxilar, la de *Hippidion* es estrecha en comparación con *Equus*, con fosas pre-orbitales en distinto grado de desarrollo según las poblaciones y una hendidura nasal retraída posteriormente, con escaso o nulo desarrollo de cornetes nasales, que indicaría una adaptación a ambientes más cerrados, tipo parque o estepas arbóreas.

Un carácter primitivo y que denota dos estados sucesivos en la adaptación a un tipo de vida cursorial es el tipo de inserción posterior del *trigonum phalangis* en la primera falange del tercer dedo (figura 7). En *Hippidion* ésta se realiza sobre dos tuberosidades acusadas, que no suelen sobrepasar el nivel medio de la diáfisis. En *Equus* se observa una tuberosidad única, en forma de “V” no muy sobresaliente, que sobrepasa ampliamente la parte media de la diáfisis y cubre casi la totalidad de la cara posterior de la primera falange (Alberdi *et al.*, 2001). Esta faceta de inserción seguramente es el resultado de la fusión de las dos tuberosidades existentes en *Hippidion*. Un dato significativo es que las especies de *Equus* (*Amerhippus*) que no se registran en zonas de llanura, presentan esta inserción con la misma morfología general, pero con una cresta central que podría indicar una inserción doble. En consecuencia, esto indicaría que en líneas generales *Equus* (*Amerhippus*) es comparativamente más cursorial que *Hippidion*.

*Hippidion devillei* es una forma más grácil en comparación con *Hippidion principale*, si bien en general todos los representantes de este género se caracterizan por su robustez. Asimismo, las falanges primeras del tercer dedo presentan la inserción posterior correspondiente al *trigonum phalangis* en posición más central en contraposición con *Hippidion principale*.

En lo que respecta a las especies de *Equus* (*Amerhippus*) se pueden observar ciertas diferencias, tanto en la gracilidad, como en la longitud y posición de los metápodos laterales que revisten un cierto valor adaptativo. Por un lado, las dos especies registradas en zonas de llanuras, *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* y *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae*, presentan los metápodos laterales II y IV comparativamente más reducidos, en una posición más posterior, sobresaliendo escasamente del eje del metápodo. Sin embargo, entre ambas especies se observa una diferencia de gracilidad acusada, *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae* es más robusto, lo cual posiblemente se deba a que el ambiente donde se registra es una llanura costera de Ecuador, muy restringida y con suelo arenoso. En tanto *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus*, que es la especie

más grácil comparativamente, se registra en las llanuras de las pampas argentinas y brasileñas durante el Pleistoceno Final donde los datos climáticos nos indican un ambiente de pastizales xerófilos y suelos más compactados.

Un dato significativo surge cuando analizamos la distribución geográfica y estratigráfica de las dos especies de *Hippidion* presentes en el registro brasileño. Ambas se registran también en las pampas argentinas, pero mientras *Hippidion devillei* es característica del Pleistoceno Medio y está asociada en estas latitudes a indicadores de condiciones más cálidas y húmedas (Alberdi y Prado, 1992), *Hippidion principale* se registra en el Pleistoceno Superior, asociada a indicadores de condiciones más secas y frías que las actuales (Prado *et al.*, 1987). También las mismas especies se registran en Tarija, Bolivia, pero en esta localidad, una gran parte de los restos proviene de colecciones antiguas, con un control estratigráfico dudoso. Recientemente, MacFadden (2000) analiza nuevos hallazgos provenientes de la región de Tarija. Estos nuevos restos proceden de una secuencia asignada a la Formación Tolomosa, datada entre 0,7 y 1,1 Ma, donde se destacan los restos de mastodontes y caballos. En este trabajo, MacFadden señala que la proporción de plantas C3 y C4 en ecosistemas locales está altamente correlacionada con la temperatura. Propone que los individuos de caballos y mastodontes que vivieron en tiempos glaciares tienen una dieta mixta, en tanto que los que vivieron en tiempos interglaciares, más cálidos, presentan una dieta predominantemente de pastos C4.

Por su parte, los datos que proporcionan los registros más confiables de Argentina sugieren que *Hippidion principale* es una especie mejor adaptada a las condiciones más frías y secas del Pleistoceno Superior, en tanto que *Hippidion devillei* se adapta mejor a ambientes más cálidos y húmedos. Esto estaría en concordancia también con el registro de *Hippidion devillei* en la localidad de Barro Negro, noroeste de Argentina (Alberdi *et al.*, 1986), donde los ambientes sedimentarios del Pleistoceno Superior fueron interpretados como formados bajo condiciones más benignas. En este contexto los registros de *Hippidion* de Brasil adquieren singular relevancia, ya que sería la primera vez que se verifica la coexistencia de ambas especies de *Hippidion* en localidades con un buen control estratigráfico. En cierta medida, estos datos son también una evidencia positiva más a favor de la existencia de refugios en el territorio brasileño o en latitudes intertropicales durante el final del Pleistoceno (Cartelle, 1999). En estos refugios sobrevivieron formas adaptadas a condiciones húmedas y cálidas conjuntamente con especies de climas más templados. Una evidencia indirecta que soporta esta hipótesis es la presencia simpátrica en localidades brasileñas de fauna endémica tropical o subtropical

con formas típicas de finales del pleistoceno pampásico (más seco y frío), por ejemplo *Toxodon platensis* Owen, *Palaeolama major* Gervais y Ameghino, *Lama guanicoe* (Müller) y *Myocastor coypus* (Molina) (Cartelle, 1999).

## Conclusiones

A pesar de la escasez de ejemplares completos de caballos fósiles encontrados en las localidades brasileñas y que la situación estratigráfica de varios de ellos no está exactamente determinada, los análisis realizados nos permiten constatar la presencia de *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Hippidion principale* e *Hippidion devillei* y se excluyen otras especies de équidos. Los resultados obtenidos del DA, realizados sobre restos del esqueleto apendicular de 1FIII, astrágalos, calcáneos, McIII y MtIII descritos más arriba, ubican los diferentes restos de *Equus* de Brasil dentro del rango de variabilidad de *Equus (Amerhippus) neogeus*, mientras que los restos de hipidiformes de tamaño grande se agrupan con *Hippidion principale* y los de talla media, o comparativamente más pequeños, con *Hippidion devillei*.

En la localidad de Toca dos Ossos, estudiada por primera vez en este trabajo, están presentes tres especies en simpatria: *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Hippidion principale* e *Hippidion devillei*, si bien de esta última especie son escasos los restos existentes.

El cráneo de la localidad de Santana (Estado de Bahía), también estudiado aquí por primera vez, debe asignarse a *Hippidion devillei* debido al tamaño de sus elementos dentarios.

En las localidades de Lagoa Santa se confirma también la presencia de las dos especies: *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Hippidion principale*. La presencia de *Hippidion devillei* en esta localidad es dudosa. Asimismo, hemos encontrado *Equus (Amerhippus) neogeus* en la localidad de Lage Grande representado solamente por un MtIII y un calcáneo.

Por último, consideramos que el cráneo incompleto y la mandíbula provenientes de Corumbá (Mato Grosso do Sul), asignados a *Equus (Amerhippus) vandonii* por Souza Cunha (1981), deben asignarse a *Equus (Amerhippus) neogeus* por sus caracteres morfológicos y métricos.

## Agradecimientos

Deseamos agradecer a todos los responsables de colecciones que nos han permitido el estudio del material, en especial a la Sra. Deise Enriques del Museo Nacional de Rio de Janeiro. También queremos agradecer a B. J. MacFadden y M. Bond sus comentarios y recomendaciones que han mejorado considerablemente el trabajo. El Laboratorio de Fotografía del MNCN (CSIC) confeccionó las figuras. Este trabajo ha sido posible gracias al Proyecto conjunto de

investigación con Ibero América (AECI 2000) y PB97-1250 de la DGICYT, España, así como los subsidios de la SECYT-UNC, PICT97-1166 de la Agencia al INCUAPA, y el PIP-02773 del CONICET a JLP, ambos de Argentina.

## Bibliografía

- Abel, O. 1913. Säugetiere, Paläontologie. En: E. Korschelt, G. Link, F. Oltmans, S. Schaum, H. Th. Simon, M. Verworn y E. Teichmann (Eds). *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* 8: Iena, Fischer. pp. 696-759.
- Abel, O. 1914. *Die vorzeitlichen Säugetiere*. 7. Iena, Fischer, 309 pp.
- Abel, O. 1919. *Die Stämme der Wirbeltiere*. Berlin und Leipzig, de Gruyter, 914 pp., 669 fig.
- Alberdi, M.T. 1987. La familia Equidae Gray, 1821 (Perissodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno de Sudamérica. 4° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Bolivia), Actas 1: 484-499.
- Alberdi, M.T. y Frassinetti, D. 2000. Presencia de *Hippidon* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno Superior de Chile. *Estudios geológicos* 56: 279-290.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1992. El registro de *Hippidon* Owen, 1869 y *Equus* (*Amerhippus*) Hoffstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Ameghiniana* 29: 265-284.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1993. Review of the genus *Hippidon* Owen, 1869 (Mammalia; Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 108: 1-22.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1995. Los Equidos de América del Sur. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, España 12: 293-308.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1998. Comments on: Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae) by B.J. MacFadden. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 669-672.
- Alberdi, M.T., Fernández, J., Menegaz, A.N. y Prado, J.L. 1986. *Hippidon* Owen 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en sedimentos del Pleistoceno tardío de la localidad Barro Negro (Jujuy, Argentina). *Estudios geológicos* 42: 487-493.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L. y Miotti, L. 2001. *Hippidon saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) at the Piedra Museo Site (Patagonia): their implication for the regional economy and environmental. *Journal of Archaeological Science* 28: 411-419.
- Ameghino, C. 1904. Recherches de morphologie phylogenetique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales Museo Nacional*, Buenos Aires 3: 541.
- Beltrão, M.C. y Locks, M. 1989. Pleistocene Fauna at the Toca da Esperanza (Archeological Region of Central, Bahia, Brazil). 11° Congresso Brasileiro de Paleontologia (Curitiba), Anais.
- Bennet, D.K. 1980. Stripes do not a zebra make, Part I: a cladistic analysis of *Equus*. *Systematic Zoology* 29: 272-287.
- Bergqvist, L., Gomide, M., Cartelle, C. y Capilla, R. 1997. Faunas locais de mamíferos pleistocénicos de Itopipoca (Ceará), Taperoá (Paraíba) e Campina Grande (Paraíba). Estudo comparativo, bioestratigráfico e paleoambiental. *Geociências* 2: 23-32.
- Boas, J.E. V. 1881. Om en fossil Zebra-Form fra Brasilienes Campos. Med. et Tillaeg om to Arter af Salaegten *Hippidon*. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling* (6)1: 305-330.
- Branco, W. 1883. Ueber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. II: Beschreibung der Fauna. *Palaeontologische Abhandlung* 1: 57-204.
- Burmeister, G. 1875. *Los caballos fósiles de La Pampa Argentina*. Buenos Aires, Imprenta "La Tribuna", 88 pp.
- Burmeister, G. 1889. *Los caballos fósiles de La Pampa Argentina*. Suplemento. Buenos Aires, Imprenta "La Tribuna", 65 pp.
- Cartelle, C. 1988. Cavalo, um brasileiro antigo. *Ciência Hoje* 8: 26-33.
- Cartelle, C. 1989. Sobre uma pequena coleção de restos fósseis de mamíferos do Pleistoceno-Holoceno de Janaúba (MG). 11° Congresso Brasileiro de Paleontologia (Curitiba), Anais 1: 635-649.
- Cartelle, C. 1992. [Os Edentata e Megamamíferos herbívoros da Toca das Ossos (Ourolândia. BA). Belo Horizonte. Tese de Doutorado. 700 págs. Curso de Pós-graduação em Morfologia. Universidade Federal de Minas Gerais. Inédita].
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En: J.F. Eisenberg y K.H. Reiford (eds.), *Mammals of the Neotropics*. University of Chicago Press, vol. 3: 27-46.
- Cione, L.A. y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: Principles, practices, and the "Uquian" Problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Czaplewski, N. y Cartelle, C. 1998. Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy* 79: 784-803.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C. y Staesche, V. 1988. Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981". En: M. Woodbrune y P. Sondaar (eds.) *Studying fossil horses, 1, Methodology*. Leiden: E.J. Brill, pp. 1-72.
- Fernández Álvarez, E. 1957. *Hypohippidium humahuacuense* nov. sp. *Ameghiniana* 1: 85-95.
- Fernández Álvarez, E. 1959. Contribución al conocimiento de la fauna de Uquía (Provincia de Jujuy, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 205-222.
- Fuenzalida, V.H. 1936. Los caballos fósiles encontrados en Chacabuco y otros con los cuales se relacionan. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural*, Chile 15: 47-62.
- Gervais, P. 1855. *Recherches sur les Mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*. Chez P. Bertrand, Libraire-Editeur, Paris, 63 pp.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical repository* 15: 296-310.
- Hoffstetter, R. 1950. Algunas observaciones sobre los caballos fósiles de América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. *Boletín Informaciones Científicas Nacionales* 3: 426-454.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologique de France* 66: 1-391.
- Holland, W.J. 1920. Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A. Waring. *Annals of the Carnegie Museum* 13: 224-232.
- Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Montevideo, 433 pp.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae perregna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Stockholm, Laurentii Salvii, 824 p.
- Lund, P.W. 1840. Blik paa Brasiliens Dyreverden für Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 8: 217-272.
- Lund, P.W. 1842. Fjerde Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 9: 137-208.
- Lund, P.W. 1846. Meddelelse af det Udbytte de i 1844 undersøgte Knoglehuler have avgivet til Kundskaben om Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvaeltning. *Ebenda* 12: 1-94.
- Lydekker, R. 1887. *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History)* 5: xxxv + 1-345.
- MacFadden, B.J. 1984. *Astrohippus* and *Dinohippus* from the Yepómera Local Fauna (Hemphillian, Mexico) and implications for the phylogeny of one-toed horses. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 273-283.
- MacFadden, B.J. 1997. Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 199-218.
- MacFadden, B.J. 2000. Middle Pleistocene Climate Change Recorded in Fossil Mammal Teeth from Tarija, Bolivia, and

- Upper Limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research*, 54: 121-131.
- MacFadden, B.J. y 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. y Skinner, M.F. 1979. Diversification and Biogeography of the One-Toed Horses *Onohippidium* and *Hippidion*. *Postilla*, New Haven 175: 1-10.
- MacFadden, B.J., Siles, O., Zeitler, P., Johnson, N.M. y Campbell, K.E. 1983. Magnetic polarity stratigraphy of the middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of southern Bolivia. *Quaternary Research* 19: 172-187.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M. y Prado, J. 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of new World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography* 8: 137-149.
- Marcus, L.F. 1990. Traditional morphometrics. En: F.J. Rohlf y F.L. Bookstein (eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, University of Michigan, Museum of Zoology, Special Publication 2: 78-122.
- Marshall, L.G., Butter, R.F., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1982. Geochronology of Type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age, Argentina. *Science* 216: 986-989.
- Mattos, A. 1938. Prehistoria Brasileira. Sao Paulo. Companhia Editora Nacional. *Brasiliense* Ser. 5, 137: 1-324.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Moreno, F.P. 1891. *Onohippidium munizi*. Breve historia sobre los restos fósiles de un género nuevo de la Familia de los Equidae conservados en el Museo de La Plata. *Revista Museo La Plata* 2: 65-71.
- Nordenskiöld, E. 1908. Ein neuer Fundort für Säugertierfossilien in Peru. *Arkiv för Zoologi* 4: 1-22.
- Owen, R. 1840. *The Zoology of The Voyage of H.M.S. Beagle under the command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836*. Part I.- Fossil Mammalia, Ed. y superv. C. Darwin, London, 112 pp.
- Owen, R. 1845. *Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*, R. & J.E. Taylor, London. 391 pp.
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotherioid quadrupeds ... discovered ... in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight. *Quarterly Journal of Geology Society of London* 4: 103-141.
- Owen, R. 1869-1870. On Fossil Remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens*, Ow., *Equus tau*, Ow., and *Equus arcidens*, Ow. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 159: 559-573.
- Padberg-Denkpol, J.A. 1926-29. [Dois relatorios de excursões região calcarea de Lagoa Santa. *Secio de Antropologia e Etnografia do Museu Nacional. Rio de Janeiro*. Manuscritos. Inédito].
- Paula Couto, C. 1944. Sobre a presença de *Hippidion* e *Toxodon* Owen no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional (Nova serie, geologia)* 2: 1-12.
- Paula Couto, C. 1953. *Paleontologia brasileira. Mamíferos*. Biblioteca Científica Brasileira, (Serie A-1). Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro 16: 1-516.
- Philippi, R.A. 1893. Vorläufige Nachricht über fossile Säugethierknochen von Ulloma, Bolivia. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 45: 87-96.
- Porta, J. de. 1960. Los équidos fósiles de la sabana de Bogotá. *Boletín de Geología. Universidad Industrial de Santander*, Colombia 4: 51-78.
- Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 1994. A quantitative review of the horse *Equus* from South America. *Paleontology* 37: 459-481.
- Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 1996. A cladistic analysis of the Horses of the tribe Equini. *Palaentology* 39: 663-680.
- Prado, J.L., Menegaz, N., Tonni E.P. y Salemme, M.C. 1987. Los mamíferos de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno Tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24: 217-233.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T. y Reguero, M.A. 1998. El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Estudios Geológicos* 54: 85-91.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T. y Reguero, M.A. 2000. Comentarios sobre la geocronología, estratigrafía y paleontología de vertebrados de la Fm. Uquía en el perfil de Esquina Blanca, Jujuy. Respuesta a E.P. Tonni y A.L. Cione. *Estudios Geológicos* 56: 133-137.
- Price, L.I. 1944. O depósito de vertebrados pleistocénicos de Águas de Araxa (Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 16: 193-195.
- Reig, J.L. 1957. Un mustélido del género *Galictis* del Eocuartario de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 1: 33-47.
- Reyment, R.A. 1991. *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, 416 pp.
- Sefve, I. 1910. *Hyperhippidium*, eine neue süd-americanische Pferdegattung. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 46: 1-43.
- Sefve, I. 1912. Die fossilen Pferde Südamerikas. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 48: 1-43.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press; New Haven, Connecticut.
- Souza Cunha, F.L. 1959. Mamíferos fósseis do Pleistoceno de Rio Grande do Sul. I. Ungulados. *Boletim Divisio de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro 202: 1-47.
- Souza Cunha, F.L. 1960. Sobre o *Hippidion* da Lapa Mortu ria de Confins, Lagoa Santa, Minas Gerais. Editorial Sul-Americana S.A., Rio de Janeiro. 55p.
- Souza Cunha, F.L. 1966. Exploraciones paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Norte. *Arquivos do Instituto de Antropologia Natal* 2: 73-116.
- Souza Cunha, F.L. 1971. Sobre os holotipos de *Equus (Amerhippus) neogaeus* Lund, 1840 e *Equus (Amerhippus) curvidens* Owen, 1844. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 43 (suplemento): 619-627.
- Souza Cunha, F.L. 1978. Exploraciones paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Norte. *Escola Superior de Agricultura de Mossoró, Colecio Mossoroense (C)*70: 1-46.
- Souza Cunha, F.L. 1981. *Equus (Amerhippus) vandonii* n. sp. Um novo cavalo fóssil de Corumba, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Boletim do Museu Nacional (Geologia)* 40: 1-19.
- Spillmann, F. 1931. Die Säugetiere Ecuadors. *Wandel der Zeit* 1: 1-112. Universidad Central, Quito.
- Spillmann, F. 1938. Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung *Neohippus*. *Palaeobiologica* 6: 372-393.
- Tonni, E.P. y Cione, A.L. 2000. Comment on "El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur", by Prado *et al.* *Estudios geológicos* 56: 127-133.
- Ubilla, M. y Alberdi, M.T. 1990. *Hippidion* sp. (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) en sedimentos del Pleistoceno Superior del Uruguay (Edad Mamífero Lujanense). *Estudios geológicos* 46: 453-464.
- Vidal, N. 1946. Contribuicao ao conhecimento da paleontologia do nordeste brasileiro. Notícia sobre a descoberta de vertebrados pleistocénicos no Município de Pesqueira, em Pernambuco. *Boletim do Museu Nacional (nova serie, Geologia)* 6: 1-15.
- Wagner, A. 1860. Ueber fossile Säugetierknochen am Chimborasso. *Sitzungsberichte der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*, pp. 330-338.
- Walther, A.M., Orgeira, M.J., Reguero, M.A., Verzi, D.H., Chernoglasov, C., Vilas, J.F., Sinito, A.M. y Herrero Bervera, E. 1996. Nuevo estudio paleomagnético de la Formación Uquía de la provincia de Jujuy, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 51: 355-364.
- Walther, A.M., M.J. Orgeira, M. Reguero, D.H. Verzi, J.F.A. Vilas, R. Alonso, E. Gallardo, S. Kelley y Jordan, T. 1998. Estudio pa-

- leomagnético, paleontológico y radimétrico de la Formación Uquía (Plio-Pleistoceno) en Esquina Blanca (Jujuy). *Actas 10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica* 1: 77.
- Webb, S.D. 1977. A history of savanna vertebrates in the New world. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 355-380.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York and London, pp. 357-386.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology* 17: 266-280.
- Winge, H. 1906. Jordgundne og nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. *Med udsigt over gumlernes indbyrdes slægtskab*. E Museo Lundii 3: 1-239.

**Recibido:** 11 de febrero de 2002.

**Aceptado:** 31 de octubre de 2002.

**Cuadro 1.** Dimensiones de las primeras falanges del tercer dedo del esqueleto apendicular de *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Hippidion* de distintas localidades de Brasil, siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la “Hipparion Conference” (Eisenmann *et al.*, 1988). Los números representan las dimensiones específicas de cada hueso (ver figura 2) / *Measurements in millimeters of Equus (Amerhippus) neogeus and Hippidion first phalanges of the third digit of the appendicular skelet from different Brazilian localities, following the nomenclature and recommendations of the “Hipparion Conference” (Eisenmann et al., 1988). The numbers represent different measurements, see figure 2.*

| sigla    | especie           | localidad      | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    |
|----------|-------------------|----------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 87,3 | 79   | 39,6 | 57,7 | 35,4 | 48   | 48,1 | 30,2 | 49   |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 86,8 | 77,4 | 39   | 57,8 | 35,2 | 47,7 | 47,8 | 29   | 49,3 |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 85,6 | 75,5 | 39,4 | 60,1 | 39,1 | 47,6 | 45   | 29,4 | 44   |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 85,4 | 75   | 39,3 | 59,7 | 36,4 | 47,4 | 44,4 | 29,4 | 44   |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 91   | 81,1 | 38,8 | 55,3 | 36,4 | 46,1 | 45,5 | 29,6 | 45,5 |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 91,3 | 81,7 | 38   | 54,7 | 37,1 | 46,9 | 45,5 | 28,9 | 46,8 |
| ZMKBRA   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 88,5 | 77,7 | 38,1 | 55   | 37,7 | 46   | 43,3 | 28,6 | 47,5 |
| MCL-6231 | <i>neogeus</i>    | Toca dos Ossos | 88   | 80,5 | 37   | 53,5 | 35   | 45   | 46   | 28   | 55,5 |
| MCL-6233 | <i>neogeus</i>    | Toca dos Ossos | 80,5 | 76   | 38   | 56   | 37   | 45   | 43,5 | 27,7 | 47,5 |
| P-208    | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 85   | 76,3 | 34   | 53,6 | 34,5 | 44   | 43,6 | 27,7 | 48   |
| MCL-6228 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 78   | 68,5 | 42   | 57,5 | 39   | 48   | 45   | 27,3 | 42   |
| MCL-6226 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 75,5 | 70   | 44,5 | 52   | 37   | 45,5 | 45,5 | 26   | 42,5 |
| MCL-6227 | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 72   | 64,5 | 41   | 48   | 33   | 43,8 | 41   | 22   | 40   |
| MCL-6225 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 74,8 | 68   | 42   | 54   | 36,5 | 46   | 44,7 | 28,4 | 44   |
| P-214    | <i>principale</i> | Lagoa Santa    | 80   | 71   | 43   | 55,5 | 40   | 43   | 48,3 | 32,1 | 47,8 |

**Cuadro 2.** Dimensiones de los astrágalos y calcáneos de *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Hippidion* de distintas localidades de Brasil, siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la “Hipparion Conference” (Eisenmann *et al.*, 1988). Los números como en figura 2 / *Measurements in millimeters of Equus (Amerhippus) neogeus and Hippidion astragali and calcaneums from different Brazilian localities, following the nomenclature and recommendations of the “Hipparion Conference” (Eisenmann et al., 1988). Numbers as in figure 2.*

| sigla     | especie           | localidad      | 1     | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    |
|-----------|-------------------|----------------|-------|------|------|------|------|------|------|
| astrágalo |                   |                |       |      |      |      |      |      |      |
| ZMK7520   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 65,1  | 69,3 | 34,1 | 69,3 | 59,1 | 40   | 58   |
| ZMK7521   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 64,2  | 68,7 | 35,4 | 66,4 | 58,1 | 42,6 | 57   |
| MHN-762   | <i>devillei</i>   | Lagoa Santa    | 61,5  | 61   | 29,5 | 62,5 | 52,5 | 33   | 51,2 |
| MHN-764   | <i>devillei</i>   | Lagoa Santa    | 62    | 64,6 | 34   | 65   | 53,6 | 31   | 52,5 |
| MCL-6265  | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 64    | 65,5 | 35   | 71,5 | 59,3 | 35,5 | 54   |
| MCL-6264  | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 64    | 61   | 33,5 | 76   | 65   | 33,5 | 53   |
| MCL-6266  | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 59    | 59   | 35   | 68   | 56   | 34   | 52   |
| calcáneo  |                   |                |       |      |      |      |      |      |      |
| MNH-708   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 110   | 62   | 20,6 | 35   | 50,5 | 58   | 50,5 |
| MCL-6260  | <i>neogeus</i>    | Toca dos Ossos | 113   | 74   | 22   | 34   | 50,5 | 60   | 51,6 |
| MCL-6261  | <i>neogeus</i>    | Toca dos Ossos | 114   | 69   | 23   | 35,5 | 48   | 60   | 46   |
| 42-V      | <i>neogeus</i>    | Lage Grande    | 115,3 | 69   | 20   | 36   | 56   | 60   | 56,5 |
| MCL-6262  | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 118   | 71   | 23   | 36   | 51,6 | 65   | 55,5 |
| MCL-6263  | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 112   | 67,3 | 20,5 | 37   | 48   | 64   | 49,5 |
| MHN-708   | <i>devillei</i>   | Lagoa Santa    | 110   | 62   | 20,6 | 35   | 50,5 | 58   | 50,5 |

**Cuadro 3.** Dimensiones de los McIII y MtIII de *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Hippidion* de distintas localidades de Brasil, siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la “*Hipparion Conference*” (Eisenmann *et al.*, 1988). Los números como en figura 2 / *Measurements in millimeters of Equus (Amerhippus) neogeus and Hippidion McIII and MtIII from different Brazilian localities, following the nomenclature and recommendations of the “Hipparion Conference” (Eisenmann et al., 1988). Numbers as in figure 2.*

| sigla   | especie           | localidad      | 1     | 2     | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9   | 10   | 11   | 12   | 13   | 14   | 16  |
|---------|-------------------|----------------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|-----|
| McIII   |                   |                |       |       |      |      |      |      |      |      |     |      |      |      |      |      |     |
| ZMKBR   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 232,5 | 223,5 | 41,9 | 31   | 55,2 | 36,6 | 45,7 | 15   | 5,2 | 51,8 | 51,4 | 38,2 | 31,5 | 33   | 9,6 |
| ZMKBR   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 235,5 | 228,2 | 37,2 | 28,6 | 55,3 | 37,6 | 46,4 | 18   | 4   | 52,8 | 49,7 | 38,3 | 32   | 35   | 9,5 |
| ZMKBR   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 233,5 | 222,5 | 40,9 | 30,9 | 56,9 | 38   | 46,5 | 17,2 | 5,8 | 52,7 | 51   | 39,1 | 31,5 | 32,7 | 9,6 |
| ZMKBR-T | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 230   | 224,5 | 37,2 | 30,2 | 55   | 37   | 45   | 18,8 | .   | 51,5 | 49,5 | 37   | 30   | 32   | 10  |
| MCL6220 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 219   | 211,5 | 36,5 | 28   | 56   | 34   | 47   | 14   | 6   | 56,8 | 49,5 | 38   | 31   | 32,5 | 8,5 |
| MCL6221 | <i>devillei</i>   | Toca dos Ossos | 203   | 196   | 38   | 29   | 55   | 32   | 47   | 14,8 | .   | 56   | 48,2 | 38,2 | 30   | 33   | 9   |
| MCL6222 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 219   | 210   | 37   | 28,5 | 55,5 | 35   | 47   | 14   | 6   | 55   | 48,2 | 37,5 | 30,9 | 32   | 7   |
| MCL6223 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 212   | 204,7 | 35   | 28,5 | 56   | 35   | 47   | 15   | 6   | 59,5 | 51   | 37   | 31,5 | 34   | 9   |
| MtIII   |                   |                |       |       |      |      |      |      |      |      |     |      |      |      |      |      |     |
| BRARio  | <i>neogeus</i>    | Lage Grande    | 266   | 255   | 34   | 34   | 56   | 42   | 47,5 | 12   | 5   | 51,5 | 51   | 37,8 | 29,9 | 34,4 |     |
| P215BHM | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 242   | 233   | 33,5 | 30,6 | 51,5 | 39,7 | 48   | 10,5 | .   | 45,5 | 44,5 | 33,7 | 27   | 29,6 |     |
| ZMKBR   | <i>neogeus</i>    | Lagoa Santa    | 272   | 262,5 | 37,1 | 35,2 | 54,5 | 44,6 | 49,1 | 12,2 | 7,2 | 54,5 | 50   | 40,6 | 31   | 33,9 |     |
| MCL6092 | <i>principale</i> | Toca dos Ossos | 217   | 213   | 35,3 | 32   | 48   | 36,2 | 44   | 7,5  | .   | 54   | 51,5 | 38   | 33   | 35   |     |

**Cuadro 4.** Dimensiones de los huesos largos, humero - radio - fémur, de *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Hippidion principale* y posiblemente de *Hippidion devillei* de Toca dos Ossos y Lagoa Santa, siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la “*Hipparion Conference*” (Eisenmann *et al.*, 1988) / *Measurements in millimeters of Equus (Amerhippus) neogeus, Hippidion principale and possibly Hippidion devillei long bones, humero radio femur, from Toca dos Ossos and Lagoa Santa, following the nomenclature and recommendations of the “Hipparion Conference” (Eisenmann et al., 1988).*

| sigla    | hueso  | localidad      | 1   | 2   | 3    | 4    | 5     | 6     | 7    | 8     | 9    | 10   | 11   | 12   |
|----------|--------|----------------|-----|-----|------|------|-------|-------|------|-------|------|------|------|------|
| MCL-6235 | húmero | Toca dos Ossos | 340 | 311 | 42,5 | 48   | 103   | 125   | 89   | 87    | 52   | 40   | 46   |      |
| MCL-6212 | húmero | Toca dos Ossos | 319 | 300 | 41   | 45   | 100   | 111   | 81   | 84    | 51   | 38   | 43,5 |      |
| MCL-6240 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 39   | 47   |       |       | 87   | 85    | 52   | 39   | 47   |      |
| MCL-6214 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 41   | 44   |       |       | 90   | 86    | 55,5 | 38   | 46   |      |
| MCL-6213 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 41   | 46   |       |       | 81   | 81    | 51   | 37   | 43   |      |
| MCL-6215 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 37   |      |       |       | 85   | 75    | 51   | 37,2 | 47   |      |
| MCL-6236 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 38   | 44   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6237 | húmero | Toca dos Ossos |     |     | 31   | 40   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6224 | húmero | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      |       |      |      |      |      |
| P-90     | húmero | Lagoa Santa    | 287 | 269 | 38,5 | 49,3 | 102   | 103,5 | 78,6 | 78    | 49,6 | 37   | 42,1 | 13,4 |
| MCL-6234 | radio  | Toca dos Ossos | 321 | 307 | 45   | 27   | 82    | 38    | 87   |       | 36   |      |      | 14   |
| MCL-6216 | radio  | Toca dos Ossos | 339 | 329 | 50   | 30,5 | 71    | 38    | 85   | 69    | 35   | 80   | 26   | 16,5 |
| MCL-6218 | radio  | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      | 64    | 32,5 | 74   | 29   | 11   |
| MCL-6217 | radio  | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      | 71    | 36   | 81   | 29   | 17   |
| MCL-6219 | radio  | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      | 66    | 34   | 85   | 28,5 | 18   |
| MCL-6279 | radio  | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      | 68    | 37,8 | 82,5 | 30   | 17   |
| MCL-6241 | fémur  | Toca dos Ossos | 405 | 371 | 48   | 58   | 136,5 | 96    | 114  | 128,4 | 74   | 65   |      |      |
| MCL-6243 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     | 48   | 63   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6242 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     |      |      | 128   |       |      |       |      | 58   |      |      |
| MCL-6239 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     | 36,5 | 43   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6238 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     | 40   | 49   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6245 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     | 51   | 58   |       |       |      |       |      |      |      |      |
| MCL-6244 | fémur  | Toca dos Ossos |     |     |      |      |       |       |      |       |      |      |      |      |

**Cuadro 5.** Dimensiones de los dientes superiores e inferiores de *Equus (Amerhippus) neogeus* y de *Hippidion: H. principale* e *H. devillei* de Brasil siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la “*Hipparion Conference*” (Eisenmann *et al.*, 1988). Ls: longitud mesio-distal en superficie; As: anchura buco-lingual en superficie; Lb: longitud mesio-distal en la base; Ab: anchura buco-lingual en la base; H: altura del diente; LPr: longitud mesio-distal del Protocono en superficie; Pli: pliegue caballino; Pls: número de pliegues de las fosetas; APre: prefoseta anterior; DPre: prefoseta distal; APost: postfoseta anterior; DPost: postfoseta distal; Hy: hypocono; Lpostf: longitud mesio-distal del postfléxico en superficie; Lazo: longitud mesio-distal del lazo metacono-metastilido en superficie / *Measurements in millimeters of Equus (Amerhippus) neogeus and Hippidion: H. principale and H. devillei upper and lower teeth from different Brazilian localities, following the nomenclature and recommendations of the “Hipparion Conference” (Eisenmann et al., 1988). Ls: mesio-distal surface length; As: buco-lingual surface width; Lb: mesio-distal base length; Ab: buco-lingual base width; H: tooth height; LPr: mesio-distal surface length of the protocone; Pli: pli caballin; Pls: number of plis in the fosettes; APre: anterior preffosette; DPre: distal preffosette; APost: anterior postffosette; DPost: distal postffosette; Hy: hypocone; Lpostf: mesio-distal surface length of the postflexide; Lazo: surface length of the double knot: metaconide-metastylide.*

| <i>Equus sup.</i> | <i>sigla</i> | <i>L sup</i> | <i>A sup</i> | <i>L base</i> | <i>A base</i> | <i>altura</i> | <i>L Pr</i> | <i>forma Pr</i> | <i>Plc</i> | <i>Pls fosetas</i> |
|-------------------|--------------|--------------|--------------|---------------|---------------|---------------|-------------|-----------------|------------|--------------------|
| P2d               | MCL-6069     | 35,9         | 26,6         | 36,2          | 24,9          | 50            | 7,7         | oval            | 2          | 3-6-3-1            |
| P2i               | MCL-6068     | 39           | 26           | 38            | 24,3          | 51            | 8,2         | triang-oval     | 2          | 3-4-5-1            |
| P2d               | MCL-6077     | 37,3         | 27,5         | 37            | 25,5          | 35            | 8           | triang-oval     | 1          | 2-5-3-0            |
| P3-4 d            | V-3751       | 27           | 23,5         |               |               | 51            |             |                 | ?          | 1-4-5-2            |
| P3-4i             | V-2801       | 27           |              | 26            |               | >53           |             |                 |            | 3-6-4-1            |
| P3-4i             | V-2468       | 28           | 24           | 27            | 25,5          | 38            | 10,5        | triangular      | 1          | 2-5-3-1            |
| P3-4d             | MCL-6127     | 30,1         | 29           | 27,5          | 29,5          | 75            | 11,5        | triangular      | 1          | 2-3-3-1            |
| P3-4i (P3)        | MCL-6124     | 31,3         | 29           | 27            | 28,3          | 68            | 10,2        | triangular      | 1          | 2-3-3-2            |
| P3-4d             | MCL-6132     | 29,5         | 28,9         | 26            | 29            | 65            | 11,6        | triangular      | 1          | 3-2-3-2            |
| P4i               | MCL-6201     | 31           | 30           |               |               | 73            | 11,1        | triangular      | 1 gr       | 2-2-2-2            |
| M1i               | MCL-6201     | 26,2         | 27,5         |               |               | 66            | 11          | triangular      | 1 peq      | 5-6-3-2            |
| M1-2 d            | V-44         | 26,2         | 27           | 25,3          | 26,7          | >72           | 10,5        | triangular      | 1          | 1-6-4-1            |
| M1-2 d            | V-46         | 27,2         | 26,7         | 22,5          | 26,5          | >82           | 11,4        | triangular      | 1          | 2-6-4-2            |
| M1-2i             | V-2797       | 26           | 25           | 22,6          | 23            | 83            | 13,5        | triangular      | 1          | 1-6-2-1            |
| M1-2i             | V-2802       | 26,5         | 26,3         | 23,6          | 25            | 56            | 10,6        | triangular      | 1          | 2-5-5-2            |
| M1-2d             | V-2468       | 28           | 27           | 24,3          | 27            | 84            | 11,3        | triangular      | 1          | 1-4-4-3            |
| M1-2i             | V-2468       | 25           | >23          | 24,6          | 25            | 40            | 9,8         | triangular      | 1          | 2-5-4-1            |
| M1-2i             | MCL-6089     | 29           |              | 30            |               | 38            |             | roto            | 2          | - - 5-1            |
| M1-2d             | MCL-6128     | 26           | 26           | 23,6          | 25,5          | 69            | 11,1        | triangular      | 1          | 1-4-3-2            |
| M1-2d             | MCL-6126     | 26,2         | 26,5         | 23,4          | 27,9          | 66            | 11          | triang-alarg    | 1          | 2-4-4-2            |
| M1-2i             | MCL-6130     | 26           | 25,5         | 24            | 26,5          | 72            | 11          | triang-alarg    | 1          | 2-5-5-1            |
| M1-2i             | MCL-6120     | 27,7         | 28           | 26            | 28            | 34            | 11,2        | triangular      | 1          | 4-4-4-1            |
| M2d               | V-3784       | 27           | 19           |               |               |               |             |                 |            |                    |
| M3i               | V-2468       | 25,5         | 21,2         | 27,6          | 21            | 48            | 10          | triangular      | 1          | 1-5-2-1            |
| M3i               | MCL-6129     | 26,3         | 23,8         | 28            | 23,8          | 70            | 12,4        | triang-alarg    | no         | 3-2-1-2            |
| M3d               | MCL-6125     | 25,8         | 23,5         | 29            | 25            | 69            | 12          | triangular      | no         | 2-2-1-2            |
| M3i               | MCL-6080     | 24           |              | 28,2          |               | 74            |             | falta           | no         | 4-4-1-2            |
| M3i               | MCL-6083     | 30           | 24           | 31            | 24,2          | 40            | 13          | triang-alarg    | 1          | 0-5-5-1            |
| M3i               | MCL-6134     | 26,5         | 20,8         | 26,5          | 20            | 54            | 13          | triang-zapatill | 1          | 1-4-1-2            |
| DP4i              | V-3784       | 28           | 23           |               |               |               | 9           |                 |            |                    |
| M1i               | V-3784       | 28           | 22           |               |               |               | 14          |                 |            |                    |
| M2i               | V-3784       | 27           | 19           |               |               |               |             |                 |            |                    |
| P2d               | V-3784       | 29           |              |               |               |               |             |                 |            |                    |
| P3d               | V-3784       | 31           |              |               |               |               |             |                 |            |                    |
| DP4d              | V-3784       | 28           | 23           |               |               |               | 9           |                 |            |                    |
| M1d               | V-3784       | 28           | 22           |               |               |               | 14          |                 |            |                    |
| P2d               | MCL-6200     | 38,3         | 26           |               |               | max.          | 8           | abierto         | no         | perdidas           |
| P3d               | MCL-6200     | 29           | 30,3         |               |               | max.          | 9           | bast abierto    | 1          | 0-7-5-2            |
| P4d               | MCL-6200     | 28,6         | 29,7         |               |               | max.          | 10,3        | triangular      | no         | 2-5-3-1            |
| M1d               | MCL-6200     | 25,4         | 27,1         |               |               | max.          | 10,3        | triangular      | no         | 0-0-1-0            |
| M2d               | MCL-6200     | 24,9         | 26,2         |               |               | max.          | 10          | triangular      | 1          | 1-4-2-1            |
| P2i               | MCL-6200     | 38           | 25,8         |               |               | max.          | 8           | abierto         | no         | perdidas           |
| P3i               | MCL-6200     | 30           | 27,7         |               |               | max.          | 10,4        | triangular      | 1          | 2-3-3-0            |
| P4i               | MCL-6200     | 28,6         | 28,2         |               |               | max.          | 10,3        | triangular      | 1          | 0-3-3-1            |
| M1i               | MCL-6200     | 24           | 28           |               |               | max.          | 10,1        | triangular      | no         | 1-5-5-1            |
| M2i               | MCL-6200     | 24           | 26,2         |               |               | max.          | 9,6         | triangular      | no         | 0-4-3-2            |
| P2i               | P-70         | 36           | 24,2         | max.          | max.          | max.          | 7,7         | oval            | 1          | 2-3-4-1            |
| P3i               | P-70         | 28,7         | 26,6         | max.          | max.          | max.          | 9,6         | triangular      | 1          | 2-4-1-0            |
| P4i               | P-70         | 27,7         | 26,9         | max.          | max.          | max.          | 9,7         | triangular      | 1          | 3-3-2-1            |

|     |      |      |      |      |      |      |      |              |   |         |
|-----|------|------|------|------|------|------|------|--------------|---|---------|
| M1i | P-70 | 22,4 | 25,4 | max. | max. | max. | 9,4  | triangular   | 1 | 0-3-1-0 |
| M2i | P-70 | 22,2 | 24,5 | max. | max. | max. | 9,1  | triangular   | 1 | 2-3-3-2 |
| M3i | P-70 | 28,1 | 22,8 | max. | max. | max. | 11   | triang-alarg | 1 | 0-3-3-4 |
| P2d | P-70 | 38,2 | 24,2 | max. | max. | max. | 7,5  | oval         | 1 | 2-3-2-0 |
| P3d | P-70 | 28,6 | 26,5 | max. | max. | max. | 8    | triang-peq   | 1 | 1-3-1-1 |
| P4d | P-70 | 27   | 26,9 | max. | max. | max. | 9,9  | triangular   | 1 | 1-4-3-1 |
| M1d | P-70 | 23,2 | 24,8 | max. | max. | max. | 9    | triangular   | 1 | 0-4-2-1 |
| M2d | P-70 | 22,5 | 24   | max. | max. | max. | 10   | triangular   | 1 | 0-4-3-0 |
| M3d | P-70 | 31   | 22   | max. | max. | max. | 11,8 | triang-alarg | 1 | 0-4-2-1 |

| <i>Hippidion</i> sup. | sigla    | L sup | A sup | L base | A base | altura   | L Pr | Forma Pr      | Plc   | Pls fosetas |
|-----------------------|----------|-------|-------|--------|--------|----------|------|---------------|-------|-------------|
| DP2i                  | MCL-6170 | 35,9  | 24,5  |        |        | 22       | ger. |               |       |             |
| DP3-4i                | MCL-6171 | 33,5  | 26    |        |        | 25       | ger. |               |       |             |
| DP3-4i                | MCL-6172 | 30,7  | 24    |        |        | >19      | ger. |               |       |             |
| DP3-4d                | MCL-6122 | 30    | 25,5  |        |        | 18       | 5,5  | oval-estrang  | 1     |             |
| DP3-4i                | MCL-6091 | 31,8  | 27,4  |        |        | 13       | 6,8  | oval          | 1     |             |
| P2d                   | MCL-6119 | 34    | 25    | 32,9   | 26     | 40,1     | 5    | oval          | 1     |             |
| P2d                   | MCL-6084 | 32,8  | 24,8  | 30,3   | 24     | 31,1     | 5,5  | oval          | 1     |             |
| P2i                   | MCL-6121 | 32    | 24,2  | 30,5   | 23,5   | 28       | 5,9  | oval          | 2     |             |
| P2i                   | MCL-6086 | 37,5  | 24,5  | 36,7   | 24     | 25       | 6    | oval peq      | 1     |             |
| P2i                   | MCL-6168 | 35,7  | 24,2  |        |        | 37       | ger. |               |       |             |
| P2d                   | MCL-sn   | 36,2  | 26,5  | 33,8   | 27,9   | 46       | 5    | angulos-oval  |       |             |
| P3-4i                 | MCL-6073 | 32,2  | 27,5  | 30     | 30     | 51       | ger. |               |       |             |
| P3-4i                 | MCL-6070 | 31,1  | 30,5  | 30,5   | 29,5   | 53,5     | 6,3  | oval          | 1     |             |
| P3-4i                 | MCL-6088 | 28,5  | 29    | 25,4   | 29     | 50       | 6,5  | oval redondo  | 1     |             |
| P3-4d                 | MCL-6075 | 31,5  | 28,6  | 26     | 31     | 54       | 7,3  | germinoso     | 1     |             |
| P3-4d                 | MCL-6079 | 30    | 29,5  | 27     | 30,2   | 50,2     | 5,7  | oval-zapatill | 1     |             |
| P3-4i                 | MCL-6082 | 30    | 28,5  | 27,5   | 29,5   | 43       | 6    | oval peq      | 1     |             |
| P3-4d                 | MCL-6087 | 31,1  | 27,1  | 26     | 28     | >41,5    | ger. |               |       |             |
| P3-4i                 | MCL-6085 | 27,1  | 26,5  | 28     | 27     | 29       | 5,8  | oval peq      | 1     |             |
| P3-4d (?)             | MCL-6080 | 29    | 30,6  | 25     | 32,5   | 46       | 6,8  | oval          | 2 gr  |             |
| P3-4d(?)              | MCL-6117 | 27,2  | 29    | 26     | 33,6   | 42       | 6,5  | oval          | 1     |             |
| M1-2i                 | V-2809   | 28    | 30    | 25     | 28,6   | 45       | 7,2  | oval-peq      | 1     | 0-4-1-0     |
| M1-2i                 | MCL-6072 | 29,1  | 28    | 27,3   | 28,2   | 60       | 6    | alarg-zapat   | 1     |             |
| M1-2d                 | MCL-6116 | 28,3  | 27,5  | 24,4   | 31,6   | 57       | 6,5  | oval          | 1 gr  |             |
| M1-2d                 | MCL-6081 | 28    | 27    | 24,3   | 28     | 54       | 8,1  | zapatilloso   | 1     |             |
| M1-2d                 | MCL-6115 | 30    | 26    | 26     | 29     | 57       | ger. | alarg-zapat   | 1 gr  |             |
| M1-2d                 | MCL-6078 | 27    | 28    | 24,4   | 30     | 45       | 5,1  | redond-peq    | 1 (2) |             |
| M1-2i                 | MCL-6076 | 26,2  | 29,2  | 24     | 29     | 47       | 6,6  | oval          | 1 gr  |             |
| M1-2d                 | MCL-6090 | 27    | 27,5  | 25,1   | 28,5   | 25       | roto |               | 1     |             |
| M1-2d                 | MCL-sn   | 26,3  | 28,9  | 26     | 32     | 27       | 5,6  | redond-peq    | 2     |             |
| M1-2d                 | MCL-sn   | 30    | 30    |        |        | >35      | 7,5  | oval          | 1     |             |
| M1-2d                 | MCL-sn   | 29,2  | 31,8  | 26,7   | 31,7   | 50       | 6,2  | redond-peq    |       |             |
| M3d                   | MCL-6174 | 27,9  |       | 26,9   |        | 58       | roto |               |       |             |
| M3d                   | MCL-6074 | 26,3  | 25,5  | 27,5   | 27,5   | 55       | 7,2  | estrangulado  |       |             |
| P2i                   | MCL-6277 | 32    | 26    |        |        | max. 7   |      | oval          | 1     |             |
| P3i                   | MCL-6277 | 29    | 29    |        |        | max. 6,8 |      | oval          | 1 (4) |             |
| P4i                   | MCL-6277 | 28,5  | 30    |        |        | max. 7   |      | oval          | 1     |             |
| M1i                   | MCL-6277 | 24    | 30    |        |        | max. 7   |      | oval          | 1p    |             |
| M2i                   | MCL-6277 | 25    | 28,7  |        |        | max. 7   |      | oval          | 2p    |             |
| M3i                   | MCL-6277 | 29,5  | 28,8  |        |        | max. 7   |      | oval          | 1p    |             |
| P2d                   | MCL-6277 | 33,5  | 26,5  |        |        | max. 7,2 |      | oval          | 5p    |             |
| P3d                   | MCL-6277 | 28    | 27,8  |        |        | max. 6,8 |      | oval          | 4p    |             |
| P4d                   | MCL-6277 | 27,7  | 29,7  |        |        | max. 7   |      | oval-redondo  | 3p    |             |
| M1d                   | MCL-6277 | 24    | 28,7  |        |        | max. 7   |      | oval abultado | 4p    |             |
| M2d                   | MCL-6277 | 24,5  | 27,2  |        |        | max. 7,6 |      | oval-cuadran  | 2p    |             |
| M3d                   | MCL-6277 | 29    | 25,5  |        |        | max. 7,3 |      | oval redondo  | 2p    |             |
| P2i                   | MCL-6195 | 32    | 25    |        |        | 45       | 5    | ang-subtrian  | ger   |             |
| P3i                   | MCL-6195 | 31,5  | 27,3  |        |        | 51       | 5,5  | ang-subtrian  | ger   |             |
| P4i                   | MCL-6195 | 30    | 27,5  |        |        | 53       | 5,5  | ang-subtrian  | ger   |             |

|     |          |      |      |      |     |              |      |
|-----|----------|------|------|------|-----|--------------|------|
| M1i | MCL-6195 | 29   | 28,2 | 54   | 6,3 | ang-subtrian | 1    |
| M2i | MCL-6195 | 28,5 | 25,9 | 56   | 7   | ang-subtrian | 1    |
| M3i | MCL-6195 | 26   | 22   | 57   | 6,9 | ang-subtrian | ger  |
| P3d | MCL-6112 | 30   | 31,2 | 51   | 5   | redond-peq   | 1 gr |
| P4d | MCL-6112 | 30   | 31,1 | 53   | 5,2 | redond-peq   | 1 gr |
| M1d | MCL-6112 | 27,5 | 30,1 | 43,5 | 6,3 | redond-peq   | 1    |
| M2d | MCL-6112 | 27,5 | 26,9 | 48   | 6,9 | zapatilloso  | peqs |
| M3d | MCL-6112 | 27   | 24,2 | 50,5 | 6,1 | germen roto  | roto |

| <i>Equus</i> inf. | sigla     | L sup | A sup | L base | A base | Altura | L postfl. | L lazo |
|-------------------|-----------|-------|-------|--------|--------|--------|-----------|--------|
| dp3d              | V-3784    | 25,7  | 14    |        |        |        | 10,5      | 14,5   |
| dp4d              | V-3784    | 27    | 13,7  |        |        |        | 9,9       | 14,2   |
| dp3-4i            | sn (m2?)  | 35    | 12    |        |        | 31     | 11,8      | 14,2   |
| p2d               | MCL-6146  | 33,3  | 17    | 31,1   | 17,2   | 39,5   | 15,5      | 13,9   |
| p2 i              | V-3627    | 31    | 13    | 28     | 12,3   | 32     | 13,8      | 14     |
| p2 d              | V-3784    | 30    | 13    |        |        |        |           |        |
| p2i               | MCL-6203  | 31,7  | 14,5  |        |        | 41     | 16,2      | 14,1   |
| p2i               | V-2830    | 33    | 15,2  |        |        | 62     | 16        | 14,2   |
| p3i               | V-2830    | 28    | 14,8  |        |        | 75     | 15        | 14,1   |
| p3i               | MCL.6203  | 28    | 17,1  |        |        | 49     | 15        | 16,7   |
| p3-4 i            | V-2611    | 27    | 16    | 22     | 14     | 51     | 12,8      | 14,6   |
| p3-4d             | V-2811    |       |       |        |        | >60    | 13,6      |        |
| p3-4d             | MCL-6137d | 30,2  | 16,9  | 27     | 17     | 67     | 14        | 15     |
| p3-4i             | MCL-6136i | 30    | 17,5  | 27,2   | 15,5   | 73     | 14,5      | 15,5   |
| p3-4d             | MCL-6144d | 31    | 17,1  | 27     | 15,4   | 64     | 15        | 16,7   |
| p3-4i             | MCL-6142  | 30    | 16    | 27,5   | 15,9   | 68     | 15        | 16,6   |
| p3-4d             | MCL-6141  | 29,8  | 18    | 26,5   | 16     | 51     | 15        | 16,9   |
| p3-4i             | MCL-6145  | 29    | 17,8  | 27,2   | 17,5   | 32     | 14        | 15,9   |
| p3-4i             | MCL-6149  | 27,7  | 17,7  | 26,1   | 14,7   | 44     | 13,4      | 16,6   |
| p3-4(m1-2?)i      | V-2804    | 23,3  | 15    |        |        | 9      |           | 14     |
| m1d               | V-2468    | 24    | 14    | 23,7   | 14,5   | 33     | 9         | 12,5   |
| m2d               | V-2468    | 23,5  | 15,5  | 22     | 16     | 35     | 7,8       | 13     |
| m1-2d             | V-2808    | 26,3  | 14    | 24,5   | 12,6   | 67     | 11,9      | 12,5   |
| m1-2d             | MCL-6139  | 26,5  | 15,6  | 24,5   | 15     | 69     | 15        | 15,4   |
| m1-2i             | MCL-6143  | 27    | 14    | 24,6   | 15,2   | 70     | 10,6      | 14,2   |
| m1-2i             | MCL-6135  | 29    | 15,5  | 24,7   | 14     | 68     | 11,4      | 13     |
| m1-2d             | MCL-6138  | 25,2  | 16    | 23,7   | 15,3   | 58     | 11        | 14     |
| m1-2d             | MCL-6148  | 26,7  | 16,3  | 25,3   | 15,5   | 33     | 10,8      | 14,1   |
| m1-2d             | sn (m2?)  | 32    | 11,8  | 25     | 15     | 70     | 11,8      | 13,6   |
| m1d               | V-3784    | 28    | 13,7  |        |        |        | 10        | 13,9   |
| m2d               | V-3784    | 29    | 11,7  |        |        |        | 12        | 13     |
| m3i               | MCL-6179  | 29,7  | 13    | 33,1   | 12,5   | 68     | 7         | 11,8   |
| m3i               | MCL-6161  | 31    | 13    | 33     | 12,8   | 65     | 9,2       | 12     |
| m3d               | MCL-6182  | 32,5  | 14    | 32,8   | 12,8   | 65     |           |        |
| m3d               | V-2812    | 28,3  | 12,6  | 30     | 12,2   | 59     | 8         | 11,5   |

| <i>Hippidion</i> inf. | sigla    | L sup | A sup | L base | A base | Altura | L postfl. | L lazo |
|-----------------------|----------|-------|-------|--------|--------|--------|-----------|--------|
| p2(d2?)d              | V-2810   | 30    | 16,5  |        |        | 33,3   |           |        |
| dp2i                  | MCL-6202 | 32    | 18    |        |        | 10     | 9,8       | 10     |
| dp2d                  | MCL-6190 | 32,1  | 15,8  |        |        | 11,5   |           |        |
| dp2i                  | MCL-6169 | >31   | 16    |        |        | 14     |           |        |
| dp3i                  | MCL-6202 | 29,1  | 18,2  |        |        | 11     | 8,9       | 11,9   |
| d3(d4?)i              | V-2813   | 28,3  | 14,5  | 25,2   | 15     | 31     | 6,5       | 10,1   |
| dp3-4d                | MCL-6188 | 29    | 13,2  |        |        | 20,5   |           |        |
| p2d                   | MCL-sn   | 35    | 17,1  | 32,5   | 18,5   | 26     | 3,9       | 15     |
| p2d                   | MCL-6175 | 29,3  | 16    | 29     | 16     | 32     | 9         | 82     |
| p2d                   | MCL-sn   | 30,5  | 17,8  | 30,6   | 20     | 25     | 3,5       | 12     |
| p3-4i                 | V-2814   | 29,3  | 17    | 26,6   | 16,5   | 48     | 6,3       | 13     |
| p3-4d                 | MCL-sn   | 31    | 21    | 28,8   | 19,6   | 37     | 8         | 15     |

|           |          |      |      |      |      |       |      |      |
|-----------|----------|------|------|------|------|-------|------|------|
| p3-4d     | MCL-6096 | 29   | 17   | 26,5 | 18,7 | 54    | 7,9  | 12,6 |
| p3-4i     | MCL-6093 | 29,9 | 17,7 | 26   | 18,6 | 55    | 11,8 | 11   |
| p3-4d     | MCL-6099 | 28,1 | 17,1 | 24   | 18,4 | 48    | 10   | 10,7 |
| p3-4i     | MCL-6109 | 27,5 | 18   | 24,9 | 18   | 43    | 12   | 11   |
| p3-4i     | MCL-6107 | 31   | 18,6 | 28,3 | 19,5 | 43    |      |      |
| p3-4d     | MCL-6104 | 26,7 | 18,9 | 25,5 | 19   | 34    | 9    | 12   |
| p3-4i     | MCL-6103 | 28   | 18,6 | 26,3 | 19,1 | 37    | 10,5 | 11,9 |
| p3-4i     | MCL-6113 | 28   | 19,9 | 26,1 | 18,3 | 26    | 6    | 9,5  |
| p3-4d     | MCL-6114 | 29,5 | 19,7 | 27   | 18   | 27    | 8    | 12,3 |
| p3-4d(m?) | V-2816   | 25,4 | 17,1 | 24   | 17   | 32    | 5    | 9,5  |
| m1-2i     | MCL-6147 | 32   | 16,5 | 24,2 | 16,5 | >55   | 8,4  | 9,7  |
| m1-2i     | MCL-6183 | 32,9 | 15,6 | 27   | 16,1 | >51   |      |      |
| m1-2d     | MCL-6095 | 27,3 | 14,4 | 23,1 | 15,7 | 57    | 7,2  | 9,7  |
| m1-2d     | MCL-6098 | 29,5 | 14,5 | 26   | 15,8 | 48    | 8,8  | 9,8  |
| m1-2i     | MCL-6094 | 28,4 | 16   | 23,4 | 15,8 | 51    | 7,1  | 11,6 |
| m1-2i     | MCL-6108 | 30   | 13,1 | 23   | 14   | 48    | ger. |      |
| m1-2d     | MCL-6105 | 30,6 | 13,8 | 23   | 14   | 47,5  | ger. |      |
| m1-2d     | MCL-6184 | 28   | 14   | 26,3 | 15,6 | 47    | ger. |      |
| m1-2d     | MCL-6110 | 27   | 16,5 | 23,4 | 16   | 41    | 6,6  | 10   |
| m1-2d     | MCL-6106 | 26,8 | 16,5 | 22,3 | 17   | 40    | 5,6  | 8    |
| m1-2i     | MCL-6100 | 27   | 15   | 23,4 | 16   | 45    | 6,5  | 11   |
| m1-2d     | MCL-6102 | 26   | 15   | 23,9 | 15,3 | 45    | 7    | 9,8  |
| m1-2i     | MCL-6111 | 25,3 | 15,5 | 22,8 | 15,3 | 40    | 7,5  | 9,9  |
| m1-2i     | MCL-6901 | 27,5 | 17   | 25,9 | 16,3 | 28    | 5    | 10,2 |
| m3d       | MCL-6185 | 32   | 12,3 | 32,3 | 14,1 | 44    | ger. |      |
| m3d       | MCL-6173 | 35   | 14,5 | 37,7 | 14,5 | 39,8  | 5,5  | 9,1  |
| m3i       | MCL-6176 | 32,3 | 12,1 | 32,1 | 13,6 | >39   | 7    | 9,6  |
| m3i       | MCL-sn   | 31,1 | 14   | 30,5 | 13,8 | 33    | 6,5  | 8,2  |
| p2d       | MCL-6197 | 30   | 17,1 |      |      | mand. | ger. | 9,1  |
| p3d       | MCL-6197 | 30   | 19   |      |      | mand. | ger. | 10   |
| p4d       | MCL-6197 | 28,5 | 17   |      |      | mand. | ger. | 10   |
| m1d       | MCL-6197 | 27   | 16   |      |      | mand. | 7,7  | 12   |
| m2d       | MCL-6197 | 26,2 | 15   |      |      | mand. | 7    | 11,5 |
| m3d       | MCL-6197 | 34   | 13,6 |      |      | mand. | ger. | 10,3 |
| p2i       | MCL-6198 | 30   | 17,2 |      |      | mand. | 8,7  | 11,2 |
| p4i       | MCL-6198 | 28,8 | 19,3 |      |      | mand. | 9,2  | 11,3 |
| p4i       | MCL-6196 | 29,8 | 17,6 |      |      | mand. | ger. |      |
| m1i       | MCL-6196 | 30,2 | 16,6 |      |      | mand. | 9    | 11,1 |

**Cuadro 6.** Estadísticos de los metápodos de las distintas especies de *Equus* (*Amerhippus*) de América del Sur. Números como en figura 2 / *Standard statistics for Equus (Amerhippus) metapodials from South America. Numbers as in figure 2.*

|         | <i>andium</i> |        |         | <i>insulatus</i> |        |         | <i>santaeelenae</i> |        |         | <i>neogeus</i> |        |         |
|---------|---------------|--------|---------|------------------|--------|---------|---------------------|--------|---------|----------------|--------|---------|
|         | N             | X      | D. típ. | N                | X      | D. típ. | N                   | X      | D. típ. | N              | X      | D. típ. |
| McIII1  | 30            | 171,23 | 5,75    | 8                | 194,53 | 3,46    | 2                   | 204,25 | 6,72    | 13             | 224,92 | 9,65    |
| McIII2  | 30            | 164,39 | 5,69    | 8                | 187,69 | 3,63    | 2                   | 196,30 | 5,23    | 13             | 216,92 | 8,59    |
| McIII3  | 30            | 31,33  | 2,18    | 8                | 36,00  | 2,50    | 2                   | 37,10  | 1,27    | 13             | 35,66  | 1,65    |
| McIII4  | 30            | 22,89  | 1,09    | 8                | 26,03  | 0,89    | 2                   | 27,20  | 1,13    | 13             | 28,17  | 1,09    |
| McIII5  | 30            | 45,00  | 2,19    | 8                | 50,39  | 3,52    | 2                   | 53,40  | 1,70    | 13             | 53,27  | 1,32    |
| McIII6  | 30            | 29,24  | 1,43    | 8                | 34,08  | 1,78    | 2                   | 44,35  | 16,90   | 13             | 33,82  | 1,14    |
| McIII7  | 30            | 37,24  | 3,63    | 8                | 41,70  | 1,59    | 2                   | 43,60  | 4,10    | 13             | 43,15  | 1,67    |
| McIII8  | 30            | 14,40  | 1,05    | 8                | 16,01  | 0,87    | 2                   | 16,55  | 0,21    | 13             | 16,00  | 1,36    |
| McIII10 | 30            | 39,94  | 1,99    | 8                | 46,39  | 1,91    | 2                   | 46,30  | 0,00    | 13             | 48,24  | 2,80    |
| McIII11 | 30            | 40,32  | 1,70    | 8                | 45,94  | 1,50    | 2                   | 48,05  | 0,07    | 13             | 48,09  | 3,22    |
| McIII12 | 30            | 29,41  | 1,49    | 8                | 32,18  | 2,75    | 2                   | 33,30  | 3,96    | 13             | 34,51  | 2,70    |
| McIII13 | 30            | 23,89  | 1,22    | 8                | 27,64  | 1,15    | 2                   | 28,25  | 1,77    | 13             | 28,81  | 0,87    |
| McIII14 | 30            | 26,14  | 1,23    | 8                | 30,08  | 0,84    | 2                   | 30,75  | 2,90    | 13             | 30,28  | 1,53    |
|         |               |        |         |                  |        |         |                     |        |         |                |        |         |
| MtIII1  | 39            | 193,09 | 8,58    | 15               | 226,89 | 7,36    | 7                   | 238,79 | 4,72    | 9              | 259,22 | 15,42   |
| MtIII2  | 39            | 185,80 | 8,12    | 15               | 218,07 | 7,03    | 7                   | 229,46 | 4,48    | 9              | 250,06 | 14,20   |
| MtIII3  | 39            | 30,23  | 3,12    | 15               | 36,07  | 2,96    | 7                   | 36,13  | 1,83    | 9              | 33,56  | 2,12    |
| MtIII4  | 39            | 27,17  | 1,96    | 15               | 32,33  | 1,79    | 7                   | 31,14  | 1,09    | 9              | 32,47  | 1,26    |
| MtIII5  | 39            | 45,34  | 3,59    | 15               | 53,99  | 2,62    | 7                   | 53,86  | 1,87    | 9              | 48,28  | 3,40    |
| MtIII6  | 39            | 33,62  | 2,58    | 15               | 39,65  | 2,30    | 7                   | 39,39  | 1,31    | 9              | 37,07  | 4,52    |
| MtIII7  | 39            | 39,56  | 3,35    | 15               | 48,27  | 2,54    | 7                   | 48,29  | 1,48    | 9              | 44,69  | 2,96    |
| MtIII8  | 39            | 12,50  | 1,61    | 15               | 12,12  | 1,14    | 7                   | 12,67  | 0,52    | 9              | 10,59  | 2,30    |
| MtIII10 | 39            | 41,71  | 3,26    | 15               | 51,70  | 4,75    | 7                   | 51,16  | 2,81    | 9              | 48,72  | 2,48    |
| MtIII11 | 39            | 40,21  | 2,54    | 15               | 48,57  | 3,86    | 7                   | 49,24  | 2,04    | 9              | 46,88  | 3,97    |
| MtIII12 | 39            | 29,88  | 1,91    | 15               | 36,85  | 1,72    | 7                   | 37,01  | 1,68    | 9              | 35,66  | 2,27    |
| MtIII13 | 39            | 22,90  | 1,61    | 15               | 28,16  | 1,27    | 7                   | 27,46  | 1,12    | 9              | 27,14  | 1,50    |
| MtIII14 | 39            | 26,78  | 1,79    | 15               | 31,97  | 1,76    | 7                   | 32,06  | 1,28    | 9              | 29,89  | 1,56    |