

SOBRE LA EXISTENCIA DE ALOMETRÍAS Y SU IMPLICACIÓN TAXONÓMICA EN EL CASO DE ALGUNOS PALEOHÍPIDOS DEL EOCENO

Lluís CHECA SOLER

Institut de Paleontologia "M. Crusafont"
Escola Industrial, 23 - 08201 Sabadell, Barcelona.

ABSTRACT

In this paper, allometry, the implication in Size-shape relationships, and the use of biometric index in taxonomy are considered. The particular instance of genus *Pachynolophus* (Palaeotheriidae, Prissodactyla). It's showed.

Keywords: Allometry, Perissodactyla, *Pachynolophus*, Eocene.

RESUMEN

En el presente artículo, se cuestiona, debido a la existencia de alometrías y su implicación en la relación tamaño-forma, la utilización de índices como criterio taxonómico en biometría. Se plantea un caso concreto, la clasificación a nivel específico del género *Pachynolophus* (Palaeotheriidae, Perissodactyla).

Palabras Clave: Alometría, Perissodactyla, *Pachynolophus*, Eoceno.

INTRODUCCIÓN

Durante la filogenia, postula la ley de Cope (1885), una de las tendencias más generalizadas es el incremento de tamaño. Consecuentemente, el interés por descifrar la relación tamaño-forma, está muy presente entre biólogos y paleontólogos. Las ecuaciones alométricas son una herramienta adecuada para descifrar dicha relación. Sin embargo, al comparar dos parámetros X-Y, también se debe tener en cuenta los efectos de la morfogénesis. Durante el crecimiento el cuerpo se deforma, y se debe evitar dar una interpretación filogenética a dichos cambios.

Debido a la existencia de alometrías, tanto dentro de una misma especie como entre diferentes taxa del mismo linaje, la utilización de índices o relaciones métricas lineales, por otra parte habitual entre los paleontólogos, no es un buen criterio taxonómico para la separación de formas (Margalef, 1953; Gould, 1966; De Renzi, 1986).

En una determinada especie, lo que conserva una relación fija es la tasa de incremento en los diferentes órganos, no los crecimientos realizados por la aplica-

ción de dichas tasas. En este caso, una constante alométrica, si realmente es constante, puede ser utilizada con ventaja en los estudios biométricos (Margalef, 1982).

Literalmente, alometría significa "diferente medida", y en este sentido se opone a isometría. En realidad, la isometría representa el caso particular de una ecuación alométrica en la que el exponente $b = 1$. Cuanto este exponente es mayor que la unidad, hablamos de alometría positiva, y de alometría negativa si es menor que 1.

Numerosos trabajos, dentro de la investigación paleontológica, han sido dedicados a este aspecto de la biología animal. Algunos, la mayoría, se han ocupado de los cambios que, en relación con una parte del cuerpo (el cráneo p.e.), y siempre dentro de un mismo linaje, ha comportado el aumento absoluto del tamaño corporal. Otros intentan comprender los miembros locomotores y su morfología funcional. Por último, algunos autores se preocupan por la mecánica masticatoria y, por la posible trascendencia en la adaptación a un medio en concreto. No podemos citarlos todos, pero destacaremos los trabajos de Radinsky (1983

y 1984), MacFadden (1986 y 1987), Forsten (1973 a, b y 1974), Janis (1988) y Anis and Ehrhardt (1988), Creighton (1980), Thomanson (1985 y 1986), Fortelius (1985), Gingerich *et al.* (1982), Eisenmann *et al.* (1987)..., sin embargo, ninguno de ellos penetra, a partir de las relaciones alométricas halladas, en cuestiones de cariz sistemático.

En este estudio, pretendemos revisar la validez de los criterios, utilizados actualmente como caracteres taxonómicos significativos, para la clasificación a nivel específico, de un género de paleohípidos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sistemáticamente, el género *Pachynolophus* se incluye, junto a cuatro géneros más, en la subfamilia *Pachynolphinae*, que con los *Palaeotheriinae*, forman la familia *Palaeotheriidae*, incluida en la superfamilia *Equoidea*. Este género, del que se conocen siete especies diferentes, se lo considera en relación directa con *Hyracotherium* (el más primitivo équido conocido), y *Propachynolophus* (de discutible validez sistemática, y frecuentemente considerado en posición filética intermedia entre los dos géneros anteriores). Por ello, en este estudio, se utilizaran datos obtenidos a partir de material que ha sido clasificado dentro de una de las varias especies conocidas de estos tres géneros.

Los criterios utilizados para la discriminación de las diferentes líneas del género *Pachynolophus*, y que en este artículo serán cuestionados por la existencia de alometrías, fueron propuestos por Remy (1972), en un artículo en donde, además, se describía una nueva especie de dicho género. Los índices a que nos referimos, expresados en forma de los criterios según las diferentes líneas en la Tabla 1. (extraído de Remy, 1972: fig. 7, pp. 57), son los siguientes:

- Superficie total de los tres molares.
 S_{3M}
- Relación de la superficie oclusal del tercer premolar S_{P3} con la superficie oclusal de la serie molar.
 $100 \cdot S_{P3}/S_{3M}$
- Relación de la superficie oclusal del tercer SP^3 y cuarto premolar SP^4 con la superficie oclusal de la serie molar.
 $100 \cdot S_{P3 + P4}/S_{3M}$.
- Relación de la superficie oclusal del tercer molar S_{M3} con la superficie oclusal de la serie molar.
 $100 \cdot S_{M3}/S_{3M}$
- Relación de la Superficie oclusal del tercer molar con la superficie oclusal del primer molar S_{M1} .
 $100 \cdot S_{M3}/S_{M1}$
- Relación de las dos diagonales del cuarto premolar, o ensanchamiento transversal del cuarto premolar.
 $100 \cdot d1/d2$

Los datos utilizados, referidos exclusivamente a medidas del maxilar, han sido extraídos, en su mayoría, del mismo artículo (Remy, 1972: Tbl. 1, pp. 51; y Tbl. 2, pp. 52), cuyas tablas han sido modificadas por la adición de los datos correspondientes a una nueva especie de elaboración reciente por parte del mismo autor (Remy, 1988: Tbl. 6, p. 166). Obviamos la reproducción de dichas tablas, remitiéndonos a las fuentes originales.

Cada una de las relaciones expresadas en forma de índices por Remy (1972), entrarán en el análisis mediante la obtención de ecuaciones alométricas, referidas a cada uno de los tres géneros implicados en el estudio, al conjunto de todos ellos y, a las diferentes combinaciones por pares entre ellos. Estas ecuaciones pueden verse en las Tablas 2-9.

TRATAMIENTO

Algunos parámetros biológicos, no se pueden agrupar siguiendo la ecuación de una recta $Y = aX + b$, sino que se distribuyen según una relación de tipo potencial de la forma $Y = aX^b$, siendo esta la forma alométrica típica. X e Y son las variables a relacionar, a es el término independiente, y b es la pendiente de la recta.

Algunos problemas de interpretación visual, que pueden llegar a plantearse en el momento de representar gráficamente las ecuaciones alométricas, por el hecho de tratarse de líneas curvas, junto a, y sobretodo, a que los cálculos de regresión se complican, aconsejan a aplicar una transformación logarítmica. Tomando logaritmos en la ecuación general nos queda directamente la fórmula de una recta con todas las ventajas que esto implica.

$$Y = a X^b$$

$$\log Y = \log a + b \log X$$

$$Y' = a' + bX'$$

Tabla 1. Criterios de discriminación de las tres líneas filéticas de *Pachynolophus*. Extraído de Remy (1972: pp. 57).

	Lignée <i>P. cesserasicus</i>	Lignée <i>P. livinereusis</i>	Lignée <i>P. lavocati</i>
Augmentation de taille absolue	++	0	+
Augmentation de hauteur des courones	+	0	+
Effacement des cingulums	++	++	+++
Accroissement de la lophodontie	±	+	+++
Augmentation de la surface relative de M^3	++	+++	++
Molarisation des prémolaires	0	0	±
Réduction de surface des prémolaires	++	++	+++
Allongement transversal de P^4	++	+++	0

— Evolution de la morphologie dentaire dans les différentes lignées de *Pachynolophus*.

Cuando se aplica la transformada logarítmica no es estrictamente correcto referirse a la *a'* como a ordenada en el origen, puesto que el logaritmo de 0 no existe, a pesar de todo se utilizará indistintamente como ordenada en el origen o término independiente.

Como preludeo de cualquier cálculo estadístico, debemos comprobar la normalidad de la muestra. El llamado método de Agostino, concebido para muestras menores de 20 datos, es el más adecuado para ello. Sin embargo, dicha comprobación se ha podido obviar por dos motivos suficientemente válidos: al tratarse de parámetros biológicos, podemos suponer que siguen una distribución normal, además, al tomar logaritmos se normaliza la variable a estudiar.

Tras este requisito fundamental podemos efectuar el cálculo de la recta de regresión. Se ha aplicado el

llamado método de los mínimos cuadrados, también conocido como modelo I. Consiste en dibujar una recta, de forma que la suma de las distancias al cuadrado, entre los valores reales y los estimados por la recta, sea lo más pequeña posible. Existen dos rectas: la recta de regresión de Y sobre X que minimiza la diferencia de la suma de las distancias verticales al cuadrado respecto de los de la línea; y la recta de regresión de X sobre Y, que hace lo mismo pero con las distancias horizontales. En nuestro estudio se trabaja con el primer caso.

El llamado modelo II, standar major axis, relation d'allométrie, reduced major axis o método de la mediana geométrica, calcula una línea que reduce al máximo la diferencia entre la suma de los productos de las distancias verticales y horizontales para cada punto y el correspondiente de la recta, resolviendo los dos problemas simultáneamente.

Tabla 2. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{P3} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	5	0,7670	0,7490	0,6327
Propachynolophus	2	1,0000	1,0233	0,8456
Hyrac-Propachynolophus	7	0,9849	1,3125	0,8821
Pachynolophus	4	0,8121	0,9276	0,8442
Propachy-Pachynolophus	6	0,9733	0,8900	0,8256
Hyracoth-Pachynolophus	9	0,3203	0,4294	0,5439
Hyra-Propachy-Pachynol	11	0,8753	1,0213	0,8184

Tabla 3. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{P3+P4} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	5	0,8594	0,9847	0,3759
Propachynolophus	2	0,9999	1,0777	0,4803
Hyrac-Propachynolophus	7	0,9916	1,4219	0,4094
Pachynolophus	4	0,8916	0,9265	0,4898
Propachy-Pachynolophus	6	0,9838	0,9850	0,4961
Hyracoth-Pachynolophus	9	0,5072	0,7009	0,4059
Hyra-Propachy-Pachynol	11	0,9056	1,1451	0,4466

Tabla 4. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{P4} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	6	0,9904	0,9653	0,6120
Propachynolophus	2	0,9999	1,1266	0,7634
Hyrac-Propachynolophus	8	0,9816	1,2558	0,7321
Pachynolophus	6	0,9216	0,7914	0,6567
Propachy-Pachynolophus	8	0,9749	1,0518	0,7406
Hyracoth-Pachynolophus	12	0,9050	1,0771	0,6977
Hyra-Propachy-Pachynol	14	0,9522	1,1912	0,7403

Tabla 5. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{M1} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	6	0,9768	1,0083	0,5177
Propachynolophus	8	0,9989	1,0089	0,5431
Hyrac-Propachynolophus	14	0,9949	1,0445	0,5372
Pachynolophus	7	0,9782	0,8685	0,5353
Propachy-Pachynolophus	15	0,9951	0,9836	0,5447
Hyracoth-Pachynolophus	13	0,9788	1,0534	0,5435
Hyra-Propachy-Pachynol	21	0,9915	1,0328	0,5415

Tabla 6. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{M2} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	6	0,9858	0,9484	0,4173
Propachynolophus	8	0,9990	1,0021	0,4495
Hyrac-Propachynolophus	14	0,9959	1,0258	0,4407
Pachynolophus	7	0,9974	0,9644	0,4600
Propachy-Pachynolophus	15	0,9982	0,9895	0,4550
Hyracoth-Pachynolophus	13	0,9792	0,8260	0,4432
Hyra-Propachy-Pachynol	21	0,9943	1,0255	0,4475

Tabla 7. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{M3} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	6	0,9780	0,9406	0,4827
Propachynolophus	8	0,9983	0,9908	0,4452
Hyrac-Propachynolophus	14	0,9922	0,9105	0,4605
Pachynolophus	7	0,9875	1,0775	0,4308
Propachy-Pachynolophus	15	0,9958	1,0058	0,4383
Hyracoth-Pachynolophus	12	0,9792	0,8260	0,4432
Hyra-Propachy-Pachynol	21	0,9882	0,9033	0,4507

Tabla 8. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

S_{M3} / S_{3M}	N	r	b	a
Hyparacotherium	6	0,9342	0,8704	-0,0496
Propachynolophus	8	0,9952	0,9779	-0,0969
Hyrac-Propachynolophus	14	0,9789	0,8556	-0,0747
Pachynolophus	7	0,9339	1,1477	-0,1195
Propachy-Pachynolophus	15	0,9834	1,0047	-0,1076
Hyracoth-Pachynolophus	13	0,9285	0,7278	-0,1012
Hyra-Propachy-Pachynol	21	0,9648	0,8466	-0,0893

Tabla 9. Valores del n.º de la muestra, N. Coeficiente de correlación; r. Constante alométrica; b. y Ordenada en el origen; a. para la ecuación alométrica especificada.

D1-P4 / D2-P4	N	r	b	a
Hyparacotherium	9	0,9677	1,0455	0,0136
Propachynolophus	8	0,9854	1,1395	-0,0539
Hyrac-Propachynolophus	17	0,9917	1,1644	-0,0799
Pachynolophus	8	0,8135	1,0179	0,0535
Propachy-Pachynolophus	16	0,9280	1,1073	-0,0263
Hyracoth-Pachynolophus	17	0,9375	1,1082	-0,0325
Hyra-Propachy-Pachynol	25	0,9523	1,1562	-0,0758

A pesar de lo comentado, la mayoría de la bibliografía ofrece los resultados calculados según el modelo I. Estos valores son los válidos para efectuar comparaciones; es por ello que hemos optado por este método. De cualquier modo, sabemos que la pendiente b , calculada por este método, puede ser traducida al valor del mismo, b' pero calculado según el modelo II, por la relación $b' = b/r$ dada por Bou (1988).

Puestos a hacer comparaciones entre la pendiente de un grupo concreto de individuos respecto de un hipotético valor teórico (en nuestro caso la pendiente $b_0 = 1$, que representa la condición de isometría), se ha seguido el criterio propuesto por Bou (1988). Según este autor, el estadístico t_2 sigue una distribución T de Student con $n - 2$ grados de libertad.

$$t_2 = \frac{S_x \sqrt{n-2}}{S_y \sqrt{1-r^2}} (b-b_0)$$

Donde S_x y S_y son las desviaciones estándar estimadas de los logaritmos; r es el coeficiente de correlación; b es la estimación del b de la muestra y b_0 es el valor teórico a comparar, en nuestro caso $b_0 = 1$.

Los valores del estadístico t_2 , obtenidas en nuestras comparaciones, han servido para elaborar el cuadro 10, donde se expresan en forma de resumen, todas las relaciones alométricas obtenidas.

DISCUSIÓN

Sin duda, como podemos comprobar al observar la tabla 10, en las relaciones analizadas, correspondientes, como ya hemos mencionado, a los índices que fueron propuestos por Remy (1972), el factor dominante es la isometría.

Para el género *Pachynolophus*, así como para el género *Propachynolophus*, y la muestra conjunta de ambos géneros, encontramos una constante b , estadísticamente no diferente a 1. Lo mismo ocurre con el género *Hyracotherium*. Es decir, las diferencias existentes entre los individuos que forman las diferentes muestras, pueden ser explicadas por tamaño diferencial. Dicho en otras palabras, la existencia de isometrías comporta una similitud geométrica, es decir, dibujados varios individuos a la misma escala, no podríamos distinguir una forma de la otra, puesto que tienen el mismo patrón morfológico.

Después de un momento de reflexión sobre el cuadro 1 (donde se expresan las diferencias, respecto a las tres líneas filéticas observadas en *Pachynolophus* por Remy 1972), podemos observar que: de los siete caracteres dados como significativos por este autor, cuatro pueden ser explicados por simple diferencia de tamaño, tres son caracteres morfológicos no cuantificables (y por tanto, subjetivos), y el séptimo, y único realmente válido, es el propio aumento de tamaño.

La isometría también está presente en la muestra conjunta de *Propachynolophus* - *Pachynolophus*, ello coincide con la cuestionable validez del género *Propachynolophus*. A pesar de ello, no sería correcto refundir los dos géneros en uno. Recordemos que tan sólo han sido tomados en consideración caracteres que hacen referencia a medidas del maxilar. Además, habrá que tener en consideración aspectos de la distribución temporal y espacial.

Coincidiendo con la inclusión en muestras conjuntas del género *Hyracotherium*, cuya isometría general ya ha sido mencionada, observamos una serie de distorsiones. En concreto, encontramos relaciones alométricas negativas en aquellos índices que valoran las proporciones relativas del tercer molar (con respecto a la superficie del primer molar y a la superficie total de la serie molar). De forma análoga, y aunque no sea en todas las series en que se ha incluido *Hyracotherium*, encontramos alometrías, esta vez positivas, en aquellas relaciones que involucran de algún modo a los premolares.

Efectivamente, aparecen distorsiones de la isometría general observada, y no es extraño que estas diferencias coincidan con las tendencias filéticas generales de este grupo de animales: la reducción de los premolares y, lógicamente, el predominio del tercer molar en la función masticatoria. Recordemos, que estos caracteres definen al género *Pachynolophus*, diferenciándolo de los otros dos.

El aumento de tamaño comporta diferencias en forma, y estas diferencias han supuesto la descripción de varias especies diferentes. Tras demostrar, por la existencia de isometrías, que los criterios actuales para definir las especies del género *Pachynolophus*, no son suficientemente válidos, debemos preguntarnos por la validez real de dichas especies. Cada una de ellas, parece distinguirse de las demás, únicamente por el tamaño o por caracteres relacionados con él. Debido a la escasez de ejemplares, se desconoce la variabilidad intraespecífica y también se desconoce la relación del tamaño con el dimorfismo sexual. Posiblemente debamos disminuir su número a una única especie, aunque podemos conservar los nombres, con carácter poblacional, o simplemente referidos a ejemplares concretos, mientras quedamos a la espera de la obtención de nuevo material, en la cantidad suficiente, para efectuar un estudio de la variabilidad de este género.

Ninguna relación de tipo taxonómico puede extraerse de este trabajo, éste no es el objeto del mismo. Únicamente expresaremos la limitación, ya mentada, que pesa sobre los criterios de discriminación propuestos por Remy (1972). En definitiva, a pesar de que no podemos extraer conclusiones sistemáticas a partir de una relación alométrica determinada, aunque estas relaciones puedan describir, y confirmar, las tendencias evolutivas descritas anteriormente para este grupo, a pesar de todo ello, podemos decir que el método empleado

Tabla 10. Resumen de las relaciones alométricas obtenidas para cada uno de los índices, y para todos los grupos. Isometría, 0. Alometría positiva, +. Alometría negativa, —.

	SP3 S3M	SP3+4 S3M	SP4 S3M	SM1 S3M	SM2 S3M	SM3 S3M	SM3 SM1	d1P4 d2P4
Hyracotherium	0	0	0	0	0	0	0	0
Propachynolophus				0	0	0	0	0
Hyrac-Propachynolophus	+	+	+	0	0	—	—	+
Pachynolophus	0	0	0	0	0	0	0	0
Propachy-Pachynolophus	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyracoth-Pachynolophus	0	0	0	0	0	—	—	0
Hyra-Propachy-Pachynol	0	0	0	0	0	—	—	+

ha sido efectivo. En efecto, la principal conclusión de este trabajo es suficientemente interesante e importante para justificarlo. Los criterios de discriminación de especies del género *Pachynolophus*, propuestos por Remy (1972), no son suficientemente válidos.

BIBLIOGRAFÍA

- Bou, J. 1988 *Contribució al coneixement de la biomecànica dels micromamífers* Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, 310 pp.
- Cope, E. D., 1885. On the evolution of the vertebrata *American Naturalist* **19**, 140-148.
- Creighton, G. K., 1980. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology* **191**, 435 - 443.
- De Renzi, M., 1986 Relaciones entre sistemática y ciencia de la forma. *Paleontologia i evolució* **20**, 135 - 149.
- Eisenmann, V., Sondaar, P., Alberdi, M.T., Degiuli, C., 1987. Is horse phylogeny becoming a playfield in the game of theoretical evolution? *Journal of Vertebrate Paleontology* **7**, (2) 224 - 229.
- Forster, A., 1973 (a). Evolutionary changes in the metapodials of fossil horses *Commentationes Biologicae* **69**, 1 - 18.
- Forster, A., 1973 (b). Size and shape evolution in the cheek teeth of fossil horses *Acta Zoologica Fennica* **137**, 1 - 31.
- Forster, A., 1974. Adaptive evolution of the equid foot. *Sonderdruck aus Z. Saugtierkunde* Bd. 40 H. 5 S. 304 - 308.
- Fortelius, M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* **180**, 1 - 76.
- Gingerich, P. B., Smith, B. H., Rosenberg, K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primate and prediction of body weight from tooth *American Journal of Physical Anthropology* **58**, 81 - 100.
- Gould, S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny *Biological Review* **41**, 587 - 640.
- Janis, C. M., 1988 (a). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. *Memorias Museo Nacional Historia Natural* **53**, 367 - 387.
- Janis, C. M., 1988 (b). Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference. *Zoological Journal of the Linnean Society* **92**, 267 - 284.
- Margalef, R., 1953 Caracteres ligados a las magnitudes absolutas de los organismos y su significado sistemático y evolutivo. *Publicaciones Instituto Biología Aplicada*, **12**: 111 - 121.
- Margalef, R., 1982 *Ecología* Ed. Omega. Cuarta reimpression 951 pp.
- Macfadden, B. J., 1986. Fossil horses from "eohippus" (*hyracotherium*) To *Equus*: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size. *Paleobiology* **12** (4), 355 - 369
- Macfadden, B. J., 1987. Systematics phylogeny, and evolution of fossil horse: A rational alternative to Eisenmann et al. (1987). *Journal of Vertebrate Paleontology* **7**, 230 - 235.
- Radinsky, L., 1983. Allometry and reorganization in horse skull proportions. *Science* **221**, 1.189 - 1.191.
- Radinsky, L., 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution* **38**, 1, 1 - 15.
- Remy, J. A., 1972. Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* **5** (2), 45 - 78.
- Remy, J. A., 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertèbres de l'Eocene supérieur. *Paleontographica* **205**, 155 - 172.
- Thomason, J. J., 1985. Estimation of locomotory forces and stresses in the limb bones of recent and extinct equids. *Paleobiology* **11** (2), 209 - 220.
- Thomason, J. J., 1986. The functional morphology of the manus in the tridactyl equids *Merychippus* and *Mesohippus*: Paleontological inferences from neontological models. *Journal of Vertebrate Paleontology* **6** (2), 143 - 161.