



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DEL COYOTE (*Canis latrans*) Y EL LOBO GRIS (*C. lupus*) EN MÉXICO: UNA PERSPECTIVA PALEONTOLÓGICA**

T E S I S

QUE PRESENTA :

RICARDO ALEJANDRO LLANO ENDERLE

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIOLOGO



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. DAMIÁN RUIZ RAMONI

Ciudad Universitaria, CD. MX.  
16 de marzo de 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por permitirme desarrollarme académicamente en un sitio seguro y lleno de conocimiento.

A la Colección Nacional de Paleontología: Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología, UNAM y a su curador el Dr. Jesús Alvarado Ortega, por permitirme usar el espacio y los ejemplares fósiles ahí depositados para la realización de esta tesis.

Al Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM y al Dr. Raúl Valadez Azúa por dejarme utilizar los ejemplares fósiles para los análisis de esta tesis.

A la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM y a su curadora la M. en C. Julieta Vargas Cuenca, por proporcionarme el espacio y los ejemplares actuales utilizados en los análisis de esta tesis.

Al Departamento de Paleontología del Instituto Nacional de Antropología y al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, por brindarme el espacio y los ejemplares fósiles necesarios para la elaboración de esta tesis.

Al proyecto PAPIIT “Estudio de peces y réptiles del Mesozoico y Cenozoico de México”, por la beca que se me proporcionó para la realización de esta tesis.

## **Dedicatoria**

Este proyecto esta dedicado a todos aquellos que me han apoyado en mi camino hasta aquí, les agradezco por todo. Este es nuestro logro y el inicio de un viaje más largo.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1. Cánidos actuales y fósiles en México.....	2
1.2. Especies de estudio.....	4
1.2.1. Coyote ( <i>Canis latrans</i> Say, 1823).....	4
1.2.1.1. Distribución y hábitat del coyote a través del tiempo.....	5
1.2.1.2. Ecología del coyote.....	6
1.2.2. Lobo gris ( <i>Canis lupus</i> Linnaeus, 1758).....	7
1.2.2.1. Distribución del lobo gris a lo largo del tiempo.....	8
1.2.2.2. Ecología del lobo gris.....	10
2. ANTECEDENTES.....	12
3. JUSTIFICACIÓN.....	14
4. OBJETIVOS.....	15
5. HIPÓTESIS.....	15
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
6.1. Abreviaciones.....	16
6.2. Material fósil de <i>Canis latrans</i> y <i>C. lupus</i> .....	17
6.3. Elaboración de mapas de distribución.....	19
6.4. Manejo de datos y análisis.....	20
6.5. Análisis de variables paleobiológicas.....	22
7. RESULTADOS.....	24
7.1. Sistemática paleontológica.....	24
7.2. Distribución durante el Pleistoceno y la actualidad de <i>Canis latrans</i> y <i>C. lupus</i> .....	40
7.3. Comparación morfométrica entre especímenes fósiles y actuales..	42
7.4. Estimaciones paleobiológicas.....	48
8. DISCUSIÓN.....	50
8.1. Observaciones taxonómicas.....	50
8.2. Diferencias entre la distribución fósil y actual.....	52
8.3. Variación morfométrica entre miembros actuales y pleistocénicos..	55
8.4. Diferencias en la dieta de los miembros fósiles y actuales.....	59
9. CONCLUSIÓN.....	66
REFERENCIAS.....	67
ANEXOS.....	83
Apéndice 1. Tamaño típico de presa y tamaño máximo de presa de miembros actuales de <i>Canis latrans</i> y <i>C. lupus</i> en México.....	83
Apéndice 2. Presas potenciales de <i>Canis latrans</i> y <i>C. lupus</i> presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México.....	85

## Índice de tablas.

Tabla 1.	Registro fósil de <i>Canis latrans</i> para el Pleistoceno tardío de México.	12
Tabla 2.	Registro fósil de <i>Canis lupus</i> para el Pleistoceno tardío de México.	13
Tabla 3.	Medidas dentales de <i>Canis latrans</i> fósil.	30
Tabla 4.	Medidas dentales de <i>Canis</i> cf. <i>C. latrans</i> fósil.	33
Tabla 5.	Medidas dentales de <i>Canis lupus</i> fósil.	37
Tabla 6.	Medidas dentales de <i>Canis</i> cf. <i>C. lupus</i> fósil.	39
Tabla 7.	Comparación entre la media en la talla de los elementos dentales de los ejemplares fósiles y actuales de <i>Canis latrans</i> .	45
Tabla 8.	Prueba de t en <i>Canis latrans</i> .	46
Tabla 9.	Comparación entre la media en la talla de los elementos dentales de los ejemplares fósiles y actuales de <i>Canis lupus</i> .	47
Tabla 10.	Prueba de t en <i>Canis lupus</i> .	47
Tabla 11.	Media de los estimados de masa corporal en <i>Canis latrans</i> y <i>C. lupus</i> .	48
Tabla 12.	Tamaño TTP y TMP en miembros fósiles de <i>Canis latrans</i> .	49
Tabla 13.	Tamaño TTP y TMP en miembros fósiles de <i>Canis lupus</i> .	49
Tabla 14.	Cuadro comparativo de la diversidad de presas de <i>Canis latrans</i> entre el Pleistoceno y la actualidad.	63
Tabla 15.	Cuadro comparativo de la diversidad de presas de <i>Canis lupus</i> entre el Pleistoceno y la actualidad.	64
Tabla 16.	Tamaño TTP y TMP de miembros actuales de <i>Canis latrans</i> .	83
Tabla 17.	Tamaño TTP y TMP de miembros actuales de <i>Canis lupus</i> .	84
Tabla 18.	Presas potenciales de <i>Canis latrans</i> presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México.	85
Tabla 19.	Presas potenciales de <i>Canis lupus</i> presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México.	89

## Índice de figuras.

Figura 1.	Nomenclatura empleada para la morfología dental en <i>Canis latrans</i> .	18
Figura 2.	Medidas dentales.	21
Figura 3.	Cráneo y mandíbula de <i>Canis latrans</i> del ejemplar IIA-CanAr-63.	29
Figura 4.	Fragmento de maxilar y dentario de <i>Canis</i> cf. <i>C. latrans</i> .	32
Figura 5.	Talla de IGM 5245 conferido a <i>Canis latrans</i> .	34
Figura 6.	Talla de los ejemplares fósiles conferidos a <i>Canis latrans</i> .	35
Figura 7.	Maxilar de <i>Canis lupus</i> .	37
Figura 8.	Ejemplar D.P. 28 INAH.	38
Figura 9.	Talla del ejemplar fósil conferido a <i>Canis lupus</i> .	39
Figura 10.	Distribución de <i>Canis latrans</i> durante el Pleistoceno en comparación con la distribución actual.	40
Figura 11.	Distribución de <i>Canis lupus</i> durante el Pleistoceno en comparación con la distribución actual.	41
Figura 12.	Comparación entre la talla de los ejemplares actuales y fósiles de <i>Canis latrans</i> .	42
Figura 13.	Comparación entre la talla de los molares en los ejemplares actuales y fósiles de <i>Canis latrans</i> .	43
Figura 14.	Comparación entre la talla de los ejemplares actuales y fósiles de <i>Canis lupus</i> .	44

## RESUMEN

En México, han existido al menos ocho especies de cánidos, de las cuales solo dos están aún presentes, el coyote, (*Canis latrans*) y el lobo gris, (*C. lupus*). El registro fósil de estas especies se restringe a 12 localidades para el coyote y siete para el lobo gris. Estudios previos fuera de México señalan que la biología y la ecología de estos cánidos ha variado desde el Pleistoceno hasta la actualidad. Para evaluar si esta condición también ocurrió en las especies presentes en México, se realizó un estudio que comparó parámetros biogeográficos, morfológicos y ecológicos entre los individuos fósiles con respecto a los actuales. Para ello se revisó el material resguardado en la Colección Nacional de Paleontología (UNAM), el Instituto de Antropología (UNAM) y la Colección de Paleontológica del INAH. Se elaboraron mapas de distribución, donde se compararon las localidades fósiles contra la distribución actual. Se analizó asimismo la variabilidad morfométrica de algunas piezas dentales. También se estimó el tamaño típico de presa y el tamaño máximo de presa de los miembros fósiles y se comparó con los actuales. Como resultado se observó un aumento en el rango geográfico del coyote, que posiblemente se deba a la disminución de otros depredadores y la colonización de nuevos hábitats. Para el lobo se observó lo contrario. Por otra parte, para el coyote se observó una disminución del 10.0% en el tamaño de los dientes, mientras que en el lobo la disminución fue del 22.0%, siendo el primer molar superior y el primer molar inferior los elementos más afectados. También se observó una disminución en el tamaño típico de presa y el tamaño máximo de presa en ambos casos. Estos cambios coinciden con la extinción de megafauna a finales del Pleistoceno, lo que permite plantear la hipótesis de una disminución en la diversidad y talla de las presas potenciales.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Cánidos fósiles y actuales en México

Dentro de la diversidad de mamíferos terrestres que han existido en México, los miembros del orden Carnivora (Bowdich, 1821) destacan como los principales depredadores desde finales del Mioceno hasta principios del Pleistoceno (Carranza-Castañeda, 2006; Woodburne *et al.*, 2006; Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2010). Durante este tiempo, dominaron el escenario los felinos macairodontinos (Carranza-Castañeda y Miller, 1996; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2019 y 2020), mientras que, hacia mediados del Pleistoceno, comenzaron a estar presentes los panterinos y grandes cánidos (Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2010; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2020). En la actualidad, el coyote (*Canis latrans*), el lobo (*C. lupus*), el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*), ocupan los nichos de depredación (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Ceballos, 2014; Kays, 2018).

La familia Canidae Fischer de Waldheim, 1817 está representada por dos subfamilias en México: Borophaginae (Montellano-Ballesteros, 1997; Arroyo-Cabrales y Carranza, 2009) y Caninae (Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2010; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019; Ruiz-Ramoni *et al.* 2020). Caninae alberga la mayor diversidad de especies y mayor distribución geográfica (Tedford *et al.*, 1995; Wang y Tedford, 2008; Tedford *et al.*, 2009), la cual se divide a su vez en dos tribus: Vulpini, los zorros reales (Ruiz-Ramoni *et al.*, 2020), y Canini, los cánidos *sensu stricto* (Prevosti, 2010; Zrzavý *et al.*, 2018). Dentro de Canini, el género *Canis* destaca por presentar el mayor número de especies fósiles y actuales.

El género *Canis* surgió durante el Mioceno tardío en América del Norte (Wang y Tedford, 2008). En México, se reconocen aproximadamente seis especies fósiles y dos actuales (Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2010; Ceballos, 2014). El taxón más antiguo es '*C. ferox*', del

Mioceno tardío (8.3 - 4.7 millones de años (Ma)), aunque recientemente Lucenti y Rook (2020) consideraron a esta especie dentro del género *Eucyon*. Pese a esto, '*Canis*' *ferox* ha sido reportado en México en los estados de Guanajuato, Hidalgo y Jalisco (Miller y Carranza-Castañeda, 1998; Arroyo-Cabrales y Carranza-Castañeda, 2009; Hernández-Jasso, 2017). Otra especie fósil es *C. lepophagus*, que fue descrita para el Plioceno-Pleistoceno de Guanajuato (Arroyo-Cabrales y Carranza-Castañeda, 2009). Para el Pleistoceno se reportaron seis nuevas especies: *C. cedazoensis*, *C. edwardii*, *C. rufus*, '*C.*' *dirus*, *C. lupus* y *C. latrans*. Su distribución comprendía a *C. cedazoensis* registrado en Aguascalientes; *C. edwardii* en Chihuahua; y *C. rufus* en Sonora (Mooser y Dalquest, 1975; Nowak, 1979; Arroyo-Cabrales y Carranza-Castañeda, 2009). Recientemente se propuso que '*C.*' *dirus* pertenece a un linaje independiente, considerando a la especie dentro del género *Aenocyon* (Perri *et al.*, 2021). Finalmente, en el Pleistoceno tardío se reportó '*C.*' *dirus*, *C. latrans* y *C. lupus* (Arroyo-Cabrales y Carranza-Castañeda, 2009; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019). De las especies pleistocénicas, solamente el lobo terrible, '*C.*' *dirus*, alcanzó una distribución en casi todo el territorio mexicano (Dundas, 1999; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019). Cabe destacar que el lobo y el coyote tienen una distribución histórica poco conocida y con grandes vacíos de información.

El coyote fue reportado por primera vez en Tequixquiac, Estado de México, del Pleistoceno tardío (Freudenberg, 1910; Nowak 1979). En Aguascalientes se describió el material que correspondería al registro más antiguo de *C. latrans* hasta ahora para el país, que proviene de la formación Tacubaya que tiene un fechamiento bioestratigráfico correspondiente al Pleistoceno tardío (240,000–160,000 años antes del presente (AP)) (Mooser y Dalquest, 1975; Nowak 1979).

Por su lado, el registro fósil de *C. lupus* está más restringido. El lobo gris fue reportado por primera vez en Chapala-Zacoalco, Jalisco (Pleistoceno tardío) (Aviña, 1969; Barrios-Rivera-



1985). Todos los reportes de lobo proceden de localidades pleistocénicas tardías de México (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017).

Un aspecto importante de resaltar es que las limitantes en el conocimiento del registro fósil han llevado a concluir que la distribución actual de los cánidos grandes no es nativa en algunas regiones de México (Ruiz-Ramoni, com. pers. 2019). Esto se debe a que no está claro si la pertenencia de estos en la región responde a procesos de introducción o no. Esto ha generado un conflicto entre el hombre y la fauna silvestre que ha amenazado la supervivencia de especies como el coyote (Rodríguez-Calderón *et al.*, 2018). Por ello, uno de los objetivos de este trabajo es hacer una recopilación y análisis del registro fósil de los dos cánidos, coyote y lobo gris, de México, para dilucidar su distribución histórica y si estaban presentes en las áreas con mayor conflicto humano-fauna silvestre.

## **1.2. Especies de estudio**

### **1.2.1. Coyote (*Canis latrans* Say, 1823)**

*Canis latrans* probablemente surgió durante el Pleistoceno medio en América del Norte (Tedford *et al.*, 2009). Tedford *et al.* (2009) diferenciaron a *C. latrans* de otros miembros del género, por una proporción radio/tibia mayor al 90%. Otros autores distinguieron a esta especie por tener un cráneo más pequeño y estrecho que *C. cedazoensis*, *C. edwardii*, *C. lupus* y '*C. dirus*' (Bekoff, 1977; Nowak, 1979; Bever, 2005; Arroyo-Cabrales y Carranza-Castañeda, 2009).

Ciertas características morfológicas han diferenciado a *C. latrans* de *C. edwardii* por el hueso nasal que no está extendido más allá de la sutura maxilar-frontal y la cresta sagital extendida sobre el hueso frontal. *C. latrans* se diferencia de *C. lupus* y '*C. dirus*' por la morfología del primer molar superior (M1) (ej., un parastilo más pequeño), al igual que por

un proceso paraoccipital no expandido posteriormente en el cráneo (Tedford *et al.*, 2009). Particularmente, *C. latrans* se puede distinguir de *C. lupus* porque la segunda cúspide posterior del cuarto premolar inferior (p4) está presente entre la primera cúspide posterior y el cíngulo, mientras que en *C. lupus* está indiferenciada del cíngulo posterior (Tedford *et al.*, 2009). En el caso de '*C.* *dirus*', *C. latrans* se diferencia por: (1) canino largo, delgado, con la corona curvada; (2) protocono del cuarto premolar superior (P4) está ligeramente reducido en *C. latrans* mientras que en '*C.* *dirus*' tiene una raíz pequeña y notoriamente reducida; (3) segunda cúspide posterior del p3 está ausente; y (4) hipocono del M1 está asociado con un cíngulo no reducido.

#### **1.2.1.1. Distribución y hábitat del coyote a lo largo del tiempo**

En 1823, el coyote ocupaba la parte occidental de América del Norte en las áreas abiertas y áridas de Canadá, Estados Unidos y México (Nowak, 1979; Hody y Kays, 2018). Durante el siglo XIX se expandió a biomas forestales como bosques caducifolios, bosques de taiga y las selvas tropicales (Kays, 2018). A partir del siglo XX, los coyotes habían expandido su área de distribución en todo México, con dos registros provenientes de la península de Yucatán, sugiriendo que la presencia del coyote en el centro de México es histórica, mientras su rango de expansión actual se puede asociar con cambios en el uso de suelo (Sosa-Escalante *et al.*, 1997).

Actualmente, los hábitats donde el coyote se distribuye actualmente abarcan bosques, desiertos, matorrales, pastizales y zonas urbanas (Hody y Kays, 2018; Kays, 2018). La expansión en la distribución ha sido interpretada como consecuencia de la desaparición de competidores (ej., el lobo y el jaguar), asociado a su vez con la deforestación por el uso de la agricultura (Sosa-Escalante *et al.*, 1997; Berger y Gese, 2007; Cove *et al.*, 2012). Esto le ha permitido ocupar regiones desde el norte de Canadá hasta Panamá, e incluso se ha

sugerido su presencia en América del Sur (Sosa-Escalante *et al.*, 1997; Méndez y Moreno, 2014; Hody y Kays, 2018; Kays, 2018; Monroy-Vilchis *et al.*, 2020).

En México, el coyote se distribuía al norte y centro del país desde 1900, sin alcanzar los estados de Yucatán, Campeche y Quintana Roo (Hody y Kays, 2018). Sin embargo, desde 1990 se ha registrado una extensión de su área de distribución hacia el sur del país (Sosa-Escalante *et al.*, 1997; Hody y Kays, 2018; Kays, 2018). Actualmente, Quintana Roo es el único estado donde no ha sido reportado (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2013; Ceballos, 2014).

#### **1.2.1.2. Ecología del coyote**

La dieta de los coyotes presenta una variación estacional correlacionada con la disponibilidad de presas, la cual se basa principalmente en otros mamíferos, aunque ingieren ocasionalmente artrópodos y materia vegetal (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Ceballos, 2014). Específicamente en México, se ha documentado que las presas de este cánido son roedores, artiodáctilos y pequeños carnívoros (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006; Grajales-Tam y González-Romero, 2014). Los machos adultos suelen ser de mayor talla y longitud con respecto a las hembras adultas (aproximadamente de 8.0 a 20.0 kg en lugar de 7.0 a 18.0 kg respectivamente) (Bekoff, 1977).

Etológicamente, los coyotes presentan actividad crepuscular y son gregarios, aunque han sido descritos también como solitarios y nómadas durante algunos estadios de su vida (Bekoff, 1977; Ceballos, 2014). En presencia de depredadores más grandes, los coyotes forman manadas como mecanismo de defensa, provocando de manera indirecta un aumento en la talla de las presas que consumen (Arjo y Pletscher, 1999; Meachen y Samuels, 2012). Se tiene registrado que el tamaño corporal de los individuos de coyotes varía dependiendo de la disponibilidad de presas: mientras más grandes o numerosas sean,

el tamaño corporal aumenta y en caso contrario, el tamaño corporal disminuye (Meachen y Samuels, 2012).

Basado en el análisis de composición faunística, se ha sugerido que durante el Pleistoceno esta especie se organizaba en grupos con un modo de cacería enfocado a presas más grandes debido a que había una mayor disponibilidad de presas y a la dinámica de competencia con otros depredadores (Meachen y Samuels, 2012; Meachen *et al.*, 2014). En la actualidad, con la pérdida de grandes competidores (ej., *Ursus americanus*, *U. arctos*, *C. lupus*, *Puma concolor* y *Panthera onca*), se han convertido en depredadores tope de los ecosistemas donde habitan (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Kays, 2018).

### **1.2.2. Lobo gris (*Canis lupus* Linnaeus, 1758)**

*Canis lupus* (Linnaeus, 1758) está registrado desde el Pleistoceno de Eurasia y está reportado desde el Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío de América del Norte (Nowak, 2002; Tedford *et al.*, 2009).

En México está presente la subespecie *C. lupus baileyi*, distribuida en la región norte del país. Esta subespecie se diferencia del resto de los lobos de América del Norte (*C. lupus arctos*, *C. lupus lycaon*, *C. lupus nubilus* y *C. lupus occidentalis*) por ser de menor talla, poseer la mayor variabilidad genética (Wayne *et al.*, 1992; García-Moreno *et al.*, 1996) y ser la más vulnerable a la extinción (Boitani, 2003; Merkle *et al.*, 2009).

De acuerdo con Mech (1974), el lobo es el miembro más grande de los cánidos actuales, diferenciándose del *C. latrans* por tener una caja craneana proporcionalmente más pequeña y el hocico más ancho. Nowak (1979) reportó que *C. lupus* se distinguía de *C. latrans* por características dentales: (1) caninos superiores (C) más gruesos antero posteriormente; (2) cíngulo labial y deuterococono del P4 menos prominente o ausentes; (3) la morfología del M1

(ej., paracono y metacono más grandes, hipocono menos prominente, cingulo anterior poco prominente); (4) segundo molar superior (M2) relativamente más pequeño con cúspides menos agudas; y (5) la morfología del m1 (ej. metacónido menos prominente, talónido relativamente más pequeño).

*C. lupus* se puede distinguir de '*C. dirus*' por: (1) caninos superiores más grandes, (2) hipocono del M1 más desarrollado, con el borde anterior extendiéndose a la zona anterior de la base del protocono, (3) morfología del cuarto premolar inferior (p4) (ej., margen posterior de la segunda cúspide inclinada posteroventralmente, se presenta con menos frecuencia una tercera cúspide) y (4) m1 con talónido relativamente más grande (Nowak, 1979).

#### **1.2.2.1. Distribución del lobo gris a lo largo del tiempo.**

Históricamente, el rango geográfico del lobo gris abarcó todo el Hemisferio Norte, entre las latitudes 13 y 20°N (Boitani, 2003). Este rango ha variado ampliamente en los últimos 10,000 años debido a los cambios en los patrones de persecución humana (Okarma, 1993). Se ha reportado que en la actualidad está extinto en Irlanda, Reino Unido y Japón, y posiblemente también en Bangladesh pero permanece en 68 países (O'Keefe *et al.*, 2013; Boitani *et al.*, 2018).

Se hipotetiza que *C. lupus* migró de Eurasia a América del Norte durante la glaciación Wisconsiniana (70,000-10,000 AP), alrededor de 21,000 AP, la población de América del Norte se dividió debido a la fusión de las capas de hielo Cordillerana y Laurentida (Koblmüller *et al.*, 2016). Los lobos sobrevivieron al norte y al sur de la capa de hielo hasta finales del Pleistoceno; sin embargo, la población del norte presenta características hipercarnívoras (ej. mandíbula y dientes más robustos) respecto a la población del sur (Leonard *et al.*, 2007). Al terminó del último periodo glacial (hace 21,000 años) el lobo gris

extendió su rango de distribución al sur de las latitudes árticas (Feldhamer *et al.*, 2003) y con la desaparición de la megafauna, el ecotipo hípercarnívoro de *C. lupus* al norte desapareció (Leonard *et al.*, 2007). Esto permitió a las poblaciones del sur recolonizar las áreas previamente cubiertas por glaciares conforme las capas de hielo retrocedían (hace 12,000 y 6,000 AP) (Koblmüller *et al.*, 2016). Desde el Pleistoceno, el lobo gris mexicano habitó en ambientes y condiciones ecológicas propias del extremo sur de su distribución, es decir, condiciones similares a las del norte de México (Servin, 1997). Estos ecosistemas incluyen zonas desérticas y semiáridas hasta bosques de pino-encino (Leopold, 1959).

En México, *C. lupus* se distribuyó desde Sonora y Tamaulipas al norte hasta Puebla y Oaxaca al sur, ocupando los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, San Luis Potosí, además del Bajío y el sur del Valle de México (Leopold, 1959; Servin 1997; SEMARNAT, 2009). Para el año de 1997 la población se encontraba fragmentada en pequeñas áreas de Durango y en una pequeña región entre Chihuahua y Sonora, sirviendo de barrera natural la Sierra Madre Oriental al oeste, la Sierra Madre Occidental al este y la Faja Volcánica TransMexicana al sur (Servin, 1997; SEMARNAT, 2009). Actualmente, las poblaciones naturales están extintas en México (Ceballos, 2014). La *International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species* (IUCN) considera que *C. lupus* está extinto en México, además de que no considera poblaciones reintroducidas de esta especie en el país (Boitani *et al.*, 2018), pese a la presencia de programas de reintroducción al norte de México (CONANP, 2017).

### 1.2.2.2. Ecología del lobo gris.

El lobo gris actualmente tiene una dieta hipercarnívora<sup>1</sup> (Wang y Tedford, 2008). En México, su principal presa es el venado de cola blanca, *Odocoileus virginianus*, aunque también depredan al berrendo (*Antilocapra mexicana*), pecarí de collar (*Dicotyles tajacu*), borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), liebres y roedores. Actualmente, *O. virginianus* ha sido extirpado de su hábitat silvestre, siendo sustituido por el ganado (Ceballos, 2014; Boitani *et al.*, 2018).

Etológicamente, los lobos son animales sociales, con un máximo de actividad en la noche. La estructura social de *C. lupus baileyi* en México está descrita como grupos familiares compuestos principalmente por una pareja de vida junto con sus descendientes. Presentan dominancia jerárquica (Ceballos, 2014).

Se ha descrito que en los miembros actuales la talla depende de factores como:

a. Disponibilidad y tamaño de las presas: dependiendo del tamaño de la población de la presa va a existir un impacto directo en la talla (O'Keefe *et al.*, 2013). Se ha registrado que los lobos que habitan en zonas con mayor precipitación tienen los huesos frontales y los dientes más largo. Este fenómeno está correlacionado con el incremento en la adquisición de presas en estas áreas, además de la alta productividad primaria asociada con la precipitación (O'Keefe *et al.*, 2013).

<sup>1</sup>El término "hipercarnivoría" hace referencia a una dieta donde más del 70% de la dieta está compuesta por carne. Usualmente se observa que el par carnasial alarga la "cizalla" a cambio de la reducción o pérdida de otra parte de la dentición (comúnmente los molares) (Van Valkenburgh, 1990; Sunquist y Sunquist, 2002).

b. Latitud: Se tienen registradas variaciones de talla en los miembros norteamericanos de *C. lupus* que se ajustan muy bien a la regla de Bergmann (1847), donde se establece que hay un aumento de tamaño conforme aumenta la latitud.

c. Dimorfismo sexual: se ha observado que el lobo gris responde a la regla de Rensch (1950), que enuncia que existe un aumento en el dimorfismo sexual conforme aumenta la latitud (Jolicoeur, 1975). Es difícil observar el dimorfismo sexual en el lobo gris dado que las hembras aumentan de tamaño de manera continua y los machos dejan de crecer aproximadamente a los 5 años (MacNulty *et al.*, 2009). No obstante, se puede diferenciar un macho de una hembra por que los machos presentan procesos coronoides más altos y el M1 es más pequeño que en las hembras. Esto está asociado a que el macho tiene un papel de cazador por lo que necesita una mayor superficie de inserción del músculo, para tener una mordida más fuerte, mientras que las hembras solo se alimentan, y la superficie del M1 es mayor (O'Keefe *et al.*, 2013).

Se hipotetiza que durante el Pleistoceno y debido a la competencia con '*C.*' *dirus*, el lobo gris se especializaba en la caza de ungulados que iban en un rango de 140 a 180 kg de peso, mientras que las manadas de '*C.*' *dirus* se alimentaba de presas cuyo peso iba de los 100 a los 599 kg (Van Valkenburgh y Hertel, 1998). Dentro de las especies que se hipotetiza que cazaba *C. lupus* se encuentra los cérvidos *Cervus elaphus* y *Rangifer tarandus* (Kurtén y Anderson, 1980; Janis, 1990).



## 2. ANTECEDENTES

El registro fósil de *Canis latrans* es poco conocido en México (Tabla 1). Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010) elaboraron un listado de los mamíferos terrestres fósiles del país en donde, incluyeron las localidades geográficas. Según estos autores, el coyote está descrito en 12 localidades distribuidas en cinco regiones morfotectónicas (Mesetas y cordilleras de Chihuahua-Coahuila, Meseta central, Sierra Madre Oriental, Cinturón volcánico trans-mexicano y Plataforma de Yucatán). Posteriormente, Cervantes (2015) añadió dos localidades: Presita, San Luis Potosí y La Cinta-Portalillos, Michoacán, aunque Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017) no consideran válido el reporte de La Cinta-Portalillos.

**Tabla 1. Registro fósil de *Canis latrans* para el Pleistoceno tardío de México.**

<b>Localidad/Estado</b>	<b>Referencia</b>
Cuatro Ciénegas, Coahuila	Baker, 1956
Cueva Jiménez, Chihuahua	Messing, 1986
El Cedazo, Aguascalientes	Mooser y Dalquest, 1975
Cueva San Josecito, Nuevo León	Kürten, 1974
El Cedral, San Luis Potosí	Lorenzo y Mirambell, 1981; Álvarez <i>et al.</i> , 2012
Cueva La Presita, San Luis Potosí	Polaco y Buitrón, 1997; Cervantes, 2015
Chapala-Zacoalco, Jalisco	Aviña, 1969
Tequiquiac, Estado de México	Freudenberg, 1910
Tlapacoya, Estado de México	Álvarez, 1969
Valsequillo, Puebla	Kürten, 1967
Gruta de Loltún, Yucatán	Álvarez, 1982
La Cinta-Portalillos, Michoacán	Cervantes, 2015.

Por otro lado, el registro fósil de *C. lupus* es aún más escaso que el del coyote (Tabla 2). El lobo gris fue ubicado en tres regiones (Sierra Madre Oriental, Cinturón volcánico trans-mexicano y Plataforma de Yucatán), que abarcan siete localidades. Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017) mantienen el número de localidades reportadas para *C. lupus*, pero presentan cambios menores: retiran del registro la localidad Gruta de Loltún, Yucatán y añaden la localidad Minas, Nuevo León.

**Tabla 2. Registro fósil de *Canis lupus* para el Pleistoceno tardío de México.**

<b>Localidad/Estado.</b>	<b>Referencia.</b>
Minas, Nuevo León	Franzen, 1994
Cueva San Josecito, Nuevo León	Nowak, 1979
El Cedral, San Luis Potosí	Ferrusquía-Villafranca <i>et al.</i> , 2010; Álvarez <i>et al.</i> , 2012.
Mina San Antonio, San Luis Potosí	Torres-Martínez, 1995
Chapala-Zacoalco, Jalisco	Barrios-Rivera, 1985
Tequixquiac, Estado de México	Ferrusquía-Villafranca <i>et al.</i> , 2010
Valsequillo, Puebla	Pichardo, 1997

Otro factor que se ha visto afectado desde el Pleistoceno hasta la actualidad es la talla. En Estados Unidos de América (EUA), Meachen y Samuels (2012) y Meachen *et al.* (2014) estudiaron los cambios morfológicos de *C. latrans* en tres localidades como respuesta a la extinción de la megafauna del Pleistoceno utilizando medidas del esqueleto post-craneal. Concluyeron que hubo una disminución en la talla corporal, debido a la disminución de presas y competidores. Meachen y Samuels (2012) realizaron el mismo análisis con elementos post-craneales de fósiles de *C. lupus* sin embargo, no encontraron diferencias significativas en la talla corporal. El único cambio observado fue que la tuberosidad tibial

era más larga en los miembros fósiles que en los actuales, hipotetizando que los lobos del Pleistoceno iniciaban una persecución con mayor velocidad que los lobos actuales.

### 3. JUSTIFICACIÓN

Desde que se comenzó a documentar la distribución del coyote durante el siglo XX se ha observado una expansión en su rango geográfico. Caso contrario al del lobo gris mexicano, que está extinto del medio natural en México. En la actualidad, existe un creciente conflicto humano-animal que involucra al coyote en el Sureste de México (Rodríguez-Calderón *et al.*, 2018), ya que la comunidad agrícola considera que este cánido es ajeno a los ecosistemas (Ruiz-Ramoni, com. personal). Este hecho contrasta con lo observado en el registro fósil, ya que hay registros que comprueban que la distribución original abarcaba hasta el sur del país. Aunque se conoce la distribución actual del coyote (Ceballos, 2014; Hody y Kays, 2018; Kays, 2018), no se ha considerado la distribución histórica de esta especie desde el Pleistoceno hasta la actualidad en ningún estudio de México, por lo que, su pertenencia natural a esta región aún no está clara. Por su parte, el lobo gris es una especie polémica debido a que en México se reconoce una subespecie endémica (*C. lupus baileyi*) cuyas poblaciones naturales se extinguieron alrededor de 1980, debido a la caza propiciada por el humano al norte del país (Ceballos, 2014; Kays, 2018).

La falta de información con respecto a la biogeografía histórica ha permitido evaluar la distribución histórica tanto del coyote como del lobo gris en México. El objetivo de este trabajo, desde la óptica de la paleontología, fue caracterizar la historia evolutiva de ambas especies considerando aspectos biogeográficos y evolutivos. En particular, se trató de completar vacíos de información respectó a estos cánidos en México, evaluando el grado de modificación en la talla de los elementos dentales fósiles contra los actuales, las implicaciones ecológicas de dichos cambios y si hubo variación en el rango geográfico.

## 4. OBJETIVOS

### Objetivo general

Describir el registro fósil de los cánidos *Canis latrans* y *C. lupus* en México, determinando el cambio en los patrones de distribución geográfica desde el Pleistoceno al presente y las adaptaciones paleobiológicas que diferencian a los miembros fósiles de los actuales.

### Objetivos específicos

Describir e identificar el material fósil de *Canis latrans* y *C. lupus* proveniente de México.

Comparar la distribución geográfica de *Canis latrans* y *C. lupus* durante el Pleistoceno con respecto a su distribución actual en México.

Evaluar las variables paleobiológicas, masa corporal y la dieta potencial, en los miembros fósiles y contrastarla con los miembros actuales de *Canis latrans* y *C. lupus* dentro del territorio de México.

## 5. HIPÓTESIS.

Si en otras regiones de América del Norte se ha evidenciado un cambio en la distribución geográfica de *Canis latrans* y *C. lupus* desde el Pleistoceno al presente, entonces este fenómeno se observará en los miembros mexicanos.

Si en otras regiones de América del Norte se han evidenciado una disminución en la talla de los individuos de *Canis latrans* y *C. lupus* desde el Pleistoceno con respecto a los actuales, entonces esta condición se observará en los miembros distribuidos en México.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1. Abreviaturas

#### Institucionales

**D.P. INAH:** Departamento de Paleontología del Instituto Nacional de Antropología e Historia; **CNMA:** Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología; **IGM:** Instituto de Geología; **IIA:** Instituto de Investigaciones Antropológicas; **UNAM:** Universidad Nacional Autónoma de México.

#### Anatómicas

**C:** canino superior; **c:** canino inferior; **P:** premolar superior; **p:** premolar inferior; **M:** molar superior; **m:** molar inferior. (El número que acompaña la abreviatura dental señala la posición del diente).

#### Medidas e índices

**L:** largo; **A:** ancho; **LC:** largo del C; **AC:** ancho lateromedial del C; **Lc:** largo del c; **Ac:** ancho lateromedial del c; **LP4:** largo del P4; **AP4:** ancho del P4 lateromedial; **LM1:** largo del M1; **Atri:** ancho lateromedial del trigón del M1; **Atal:** ancho lateromedial del talón del M1; **Lm1:** largo del m1; **atri:** ancho lateromedial del trigónido del m1; **atal:** ancho lateromedial del talónido del m1; **MC:** masa corporal; **TTP:** tamaño típico de presa; **TMP:** tamaño máximo de presa. (Las medidas están expresadas en milímetros)

#### Localidades

**TL.** Tlapacoya, Estado de México.

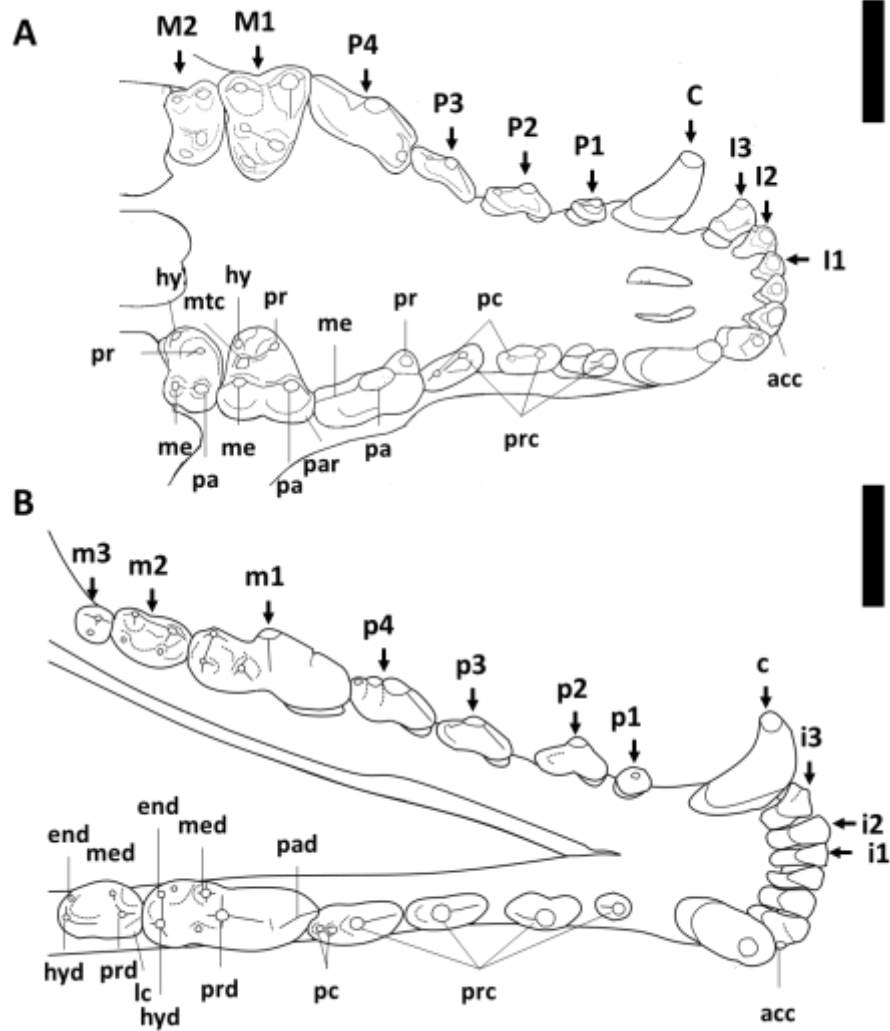
## **6.2. Material fósil de *Canis latrans* y *C. lupus***

El material fósil estudiado se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología: Museo María Del Carmen Perrilliat, Instituto de Geología (IGM) y en el Instituto de Investigaciones Antropológicas (IIA), ambos pertenecientes a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). También se revisó el material fósil que se encuentra en el Departamento de Paleontología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (D.P. INAH), Ciudad de México.

Cada elemento fósil se clasificó dependiendo de su posición anatómica: craneal (cráneo, mandíbula o dientes aislados) o postcraneal (vértebras, costillas, cintura apendicular). Los elementos postcraneales fueron considerados únicamente para la distribución fósil de la especie.

Por su parte, los elementos craneales fueron descritos haciendo énfasis en las estructuras diagnósticas propuestas por Nowak (1979), Tedford *et al.*, (1995) y Tedford *et al.* (2009). La nomenclatura utilizada en este trabajo es la seguida por De Paula-Couto (1979) (Fig. 1).

La corroboración y asignación taxonómica a especie se basó en características morfológicas y morfométricas.



**Figura 1. Nomenclatura empleada para la morfología dental en *Canis latrans* y *C. lupus*. A:** Vista ventral de la dentición superior. **B:** Vista oclusal de la mandíbula. La barra equivale a 2 cm. Abreviaturas: **acc**, cúspide accesoria; **hy**, hipocono; **hyd**, hipocónido; **lc**, cíngulo lingual; **end**, entocónido; **me**, metacono; **med**, metacónido; **mtc**, metacónulo; **pa**, paracono; **pad**, paracónido; **par**, parastilo; **pc**, cúspide posterior; **pr**, protocono; **prc**, cúspide principal; **prd**, protocónido.

### 6.3. Elaboración de mapas de distribución

Se utilizó el software libre QGIS v.3.8.3 para elaborar el mapa de distribución fósil de *C. latrans* y *C. lupus* en México. Usando como base un mapa de México con división política, se colocó la ubicación de las localidades donde *C. latrans* y *C. lupus* habían sido reportados hasta 2017 (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017), más las nuevas localidades reportadas en este trabajo.

Para los mapas de distribución actual, se utilizó como plantilla base un mapa geopolítico de México descargado de <http://tapiquen-sig.jimdo.com>. Posteriormente, se solicitó a la IUCN (<https://www.iucnredlist.org/>) los mapas de distribución actual de *C. latrans* y *C. lupus* a nivel global. También se utilizó el mapa de distribución de *C. latrans* en México elaborado por la CONABIO (Ceballos *et al.*, 2006a) y, debido a la falta de un mapa con la distribución actual de *C. lupus* en México, se utilizó el mapa de distribución potencial de *C. lupus baileyi* en México elaborado por la CONABIO (Ceballos *et al.*, 2006b). Con la información recopilada, se construyó un mapa de distribución actual de *C. latrans* y un mapa con la distribución actual de *C. lupus* en México.



#### 6.4. Manejo de datos y análisis

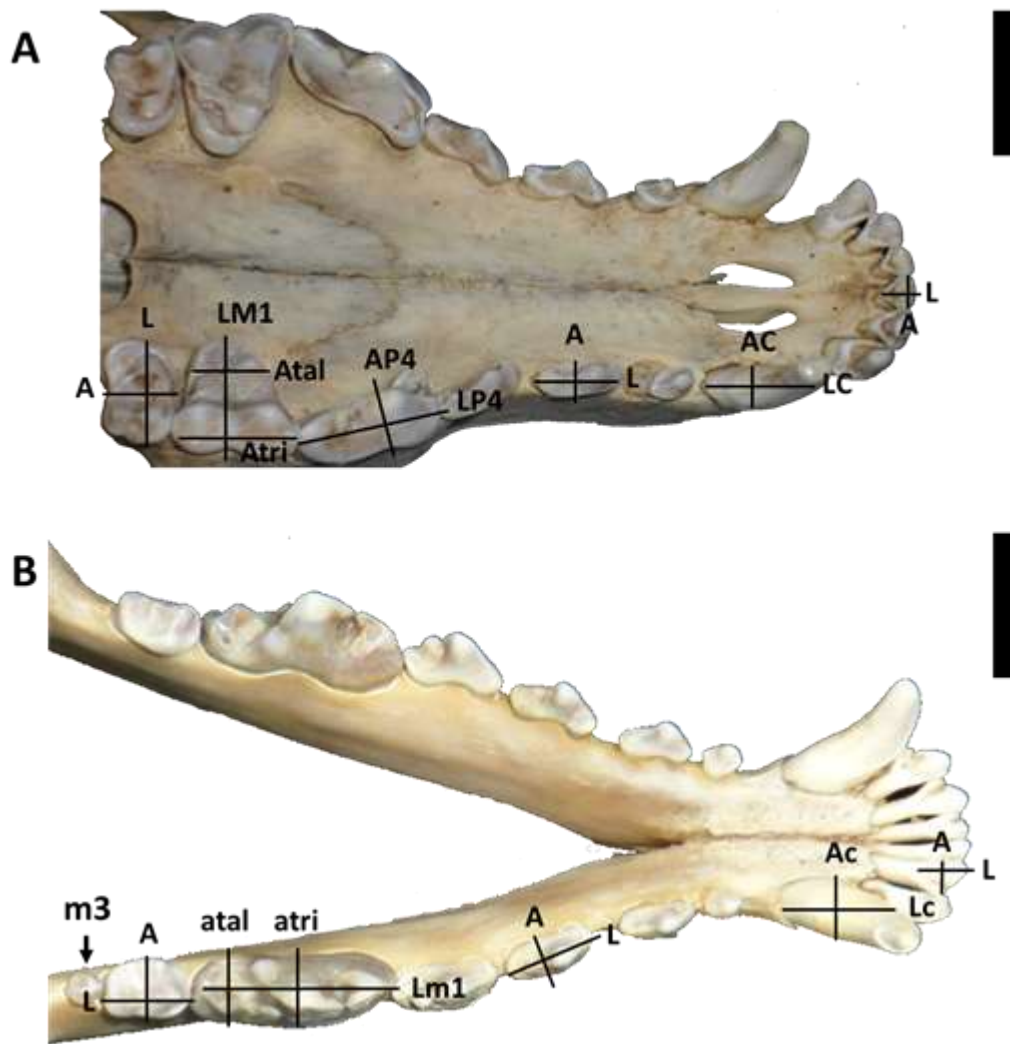
Los análisis se basaron en los elementos dentales con mayor grado de compromiso a las adaptaciones tróficas, como son los caninos y el par carnasial (P4 y m1). Las medidas tomadas fueron (Fig. 2): largo y ancho del C; largo y ancho del P4; largo, ancho del trigónido y ancho del talónido del M1; largo y ancho del c; y el largo, el ancho del trigónido y ancho del talónido del m1. Estas medidas fueron tomadas con un vernier Carbon Fiber Composites Digital Caliper (máx.  $150.0 \pm 0.1$  mm). Se realizaron análisis exploratorios con los elementos dentales. Debido a la ausencia de material fósil solo se trabajó con el m1 de *C. lupus*.

Se revisaron ocho caninos superiores y dos inferiores; ocho P4, siete M1 y nueve m1 provenientes de miembros fósiles de *C. latrans*. Para *C. lupus* se estudiaron dos m1 fósiles. También se analizaron 28 especímenes actuales de *C. latrans* y 20 de *C. lupus baileyi*, depositados en la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM (CNMA), los cuales fueron usados como material de comparación.

Se realizó estadística básica (media, varianza y desviación estándar) para evaluar el comportamiento de los datos. La distribución de los datos se observó mediante gráficos de dispersión. Se realizaron análisis de T de student con el software Microsoft Excel Office 365, para evaluar si existían diferencias significativas entre miembros fósiles y actuales. Se utilizó una distribución de dos colas para establecer un intervalo de confianza del 95%. Si la varianza entre la media fósil y la actual era similar o igual, se utilizó una prueba homocedástica. En caso de que la varianza de la media fósil fuera muy distinta a la varianza de la media actual, se utilizó una prueba heterocedástica.

Para *C. latrans*, el uso de la prueba de T homocedástica se restringió al ancho del P4, ancho del talón del M1, largo del M1 y largo del m1; mientras que, en las variables largo y ancho del C, largo y ancho del c, largo del P4, ancho del trigón del M1, ancho del trigónido del m1

y ancho del talónido del m1 se ocupó una prueba de T heterocedástica. En *C. lupus* se usó una prueba de T homocedástica para la variable ancho del trigónido del m1, mientras que para las variables ancho del talónido y largo del m1 se realizó una prueba de T heterocedástica.



**Figura 2. Medidas dentales.** A: Paladar (CNMA 48629) en vista oclusal marcado con las medidas que se tomaron. B: Dentario CNMA 48629 en vista oclusal con las medidas tomadas. La barra equivale a 2 cm.

## 6.5. Análisis de variables biológicas y ecológicas.

**Masa corporal:** Se estimó la masa corporal (MC) utilizando las ecuaciones de Legendre y Roth (1988) y Van Valkenburgh (1990). Estas ecuaciones se fundamentan en el principio que enuncia que existe una correlación alométrica directa entre el escalonamiento de la masa corporal con el tamaño de las estructuras óseas (Martin, 1990).

La ecuación de Legendre y Roth (1988) considera una variable cuadrada (área del m1):

$$\ln Y = (K * \ln x) + \ln b$$

Donde “Y” es la masa corporal en gramos (gr), “b” es la intercepción con el eje y, “x” el área del m1 (largo del m1 x ancho del trigónido del m1 = mm<sup>2</sup>) y “K” es el coeficiente alométrico. Los parámetros utilizados para la familia Canidae son r= 0.95, K= 1.33729, ln b= 2.81500.

Por otro lado, la ecuación de Van Valkenburgh (1990) utiliza una variable lineal (largo del diente):

$$\text{Log}_{10} Y = (K * \text{log}_{10} x) + \text{log}_{10} b$$

Donde “Y” es la masa corporal en kilogramos (kg), “x” es el largo del m1 en mm, “b” es la intercepción con el eje y “K” es el coeficiente alométrico. Los parámetros utilizados para la familia Canidae son r= 0.87, K= 1.82, log<sub>10</sub> b= -1.22.

Se comparó la MC obtenida a partir de ambas ecuaciones para los ejemplares fósiles con ejemplares actuales y con los rangos reportados en la literatura. Esto con el fin de validar los resultados obtenidos.

**Dieta potencial:** Se estimó el tamaño típico de presa (TTP) y el tamaño máximo de presa (TMP) para ejemplares actuales y fósiles mediante ecuaciones propuesta por Prevosti y

Vizcaíno (2006). Se considera una correlación entre la masa corporal y las presas que se refleja en:

$$\text{TTP (kg)} = (1.97 * \text{MC}) - 1.60 \quad (r^2 = 0.56; p < 0.001; \text{SE} = 0.6689)$$

Donde MC es la masa corporal calculada y SE el error estándar.

Por otro lado, el tamaño máximo de presa se estimó mediante la ecuación:

$$\text{TMP (kg)} = (1.88 * \text{MC}) - 0.4052 \quad (r^2 = 0.90; p < 0.001; \text{SE} = 0.2669)$$

Donde MC es la masa corporal estimada y SE el error estándar.

A partir de estos datos, se construyó un intervalo desde 0.01 hasta el valor de TMP estimado. Posteriormente, se asignó como presa potencial a toda especie del registro fósil de México cuya masa corporal reportada en la literatura estuviera dentro de cada intervalo.

Para las especies que no cuentan con una masa corporal conocida, se utilizó un aproximado basado en un promedio de la masa corporal reportada para los miembros del género. En cada presa potencial se especificó la región morfotectónica donde se ha registrado el material fósil de la especie.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Sistemática paleontológica

Orden Carnivora Bodwich, 1821

Suborden Caniformia Kretzoi, 1943

Familia Canidae Fischer de Waldheim, 1817

Subfamilia Caninae Fischer de Waldheim, 1817

Tribu Canini Fischer de Waldheim, 1817

Género *Canis* Linnaeus, 1758

***Canis latrans* Say, 1823**

*Canis latrans* Say, 1823.

*Canis ochropus* Eschscholtz, 1829.

*Canis* cf. *C. priscolatrans* Gidley y Gazin 1838.

*Lyciscus cagottis* Hamilton-Smith, 1839.

*Canis orcutti* Merriam, 1910.

*Canis andersoni* Merriam, 1910.

*Canis riviveronis* Hay, 1917.

*Canis caneloensis* Skinner, 1942.

*Canis irvingtonensis* Savage, 1951.

*Canis priscolatrans* Kurtén, 1974.

### **Material referido**

Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno tardío): TL.4-ASIV-N1 INAH, dentario derecho sin el extremo distal, la mitad del alveolo del canino está ausente y no presenta incisivos, proceso coronoides fragmentado en el extremo superior, con el m2; TL.4-A13-VII-b-N57 INAH, dentario derecho con la rama ascendente fracturada y con el extremo distal ausente, presenta el p4, m1 y m2, aunque este último muestra marcas de patología en la superficie oclusal; TL.4-A34-IV INAH, dentario izquierdo sin la rama ascendente ni el extremo distal, presenta el m2; TL.4-A24-IX-16 INAH, fragmento izquierdo del dentario sin dientes ni proceso ascendente; TL.4-A20-V-b INAH, dentario derecho sin proceso ascendente, solo presenta la raíz del m1, el m2 está completo y presenta desgaste; XVIII-8-II-II-31a-2094 INAH, calcáneo izquierdo.

Tequixquiac, Estado de México (Pleistoceno tardío): IGM 5240, fragmento de dentario izquierdo con la región postero-ventral fragmentada.

Valsequillo, Puebla (Pleistoceno tardío): D.P. 659 INAH, tres tarsos; D.P. 660 INAH, fragmento de corona de canino izquierdo.

Cueva Monte Flor, Oaxaca (Pleistoceno tardío): D.P. 142 INAH, basicráneo fracturado en la porción anterior a nivel de la constricción postorbital, la fractura se extiende en dirección posteroventral y termina a la altura de las bulas timpánicas, bulas timpánicas fracturadas, cóndilo occipital derecho presente.

El Cedral, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío): D.P. 3668 INAH, fragmento de maxilar derecho con P4 y M1 presentes con desgaste; D.P. 2509 INAH, C derecho; D.P. 4955 INAH, C derecho completo; D.P. 2512 INAH, C izquierdo completo; D.P. 4954 INAH, P4 izquierdo

completo y P4 derecho en un fragmento de maxilar; D.P. 45 INAH, M1 izquierdo completo, fragmento de maxilar derecho con M1 y M2; D.P. 2506 INAH, M1 derecho con desgaste en la superficie oclusal; D.P. 90 INAH, M1 derecho con desgaste; D.P. 36 INAH, M2 derecho completo con desgaste; D.P. 3686 INAH, fragmento del dentario derecho sin rama ascendente, p1, p2, p3, p4 y m1 presentes con desgaste; D.P. 4408 INAH, dentario derecho con la rama ascendente ausente, presenta foramen mandibular al mismo nivel que el p1. p1, p2, p3, p4 y m1 presentes con desgaste, alveolo del m2; D.P. 2508 INAH, m1 con talónido ausente y un premolar inferior, presenta la cúspide principal con un alto grado de desgaste y dos cúspides posteriores; D.P. 2498 INAH, premolar inferior con cúspide accesoria posterior; D.P. 3535 INAH, premolar fracturado; solo se conservó la raíz anterior y la cúspide principal. D.P. 2511 INAH, fragmento de m1 izquierdo, el paracónido está ausente debido a una fractura; D.P. 3613 INAH, cuatro falanges; D.P. 3619 INAH, falange con el proceso proximal fracturado y el extremo distal; D.P. 3693 INAH, metacarpo II fracturado de la región distal; D.P. 3346 INAH, astrágalo izquierdo con fracturas en la porción distal.

Ejemplar IIA-CanAr-63, cráneo incompleto. El maxilar izquierdo está fracturado en la porción anterior y conserva el alveolo del P1, P2, P3, P4, M1 y M2; el premaxilar derecho no conserva ningún diente. Dentro de la dentición, de lado derecho se preserva el I1 con la raíz completa, el I2 derecho también tiene la raíz completa, el I3 tiene la raíz completa. Los caninos superiores, del P2-M1. El dentario derecho no presenta el i1 e i2, mientras que el dentario izquierdo va desde el borde anterior del i3 en el extremo anterior hasta el borde posterior del proceso angular y el cóndilo mandibular en el extremo posterior, la rama horizontal de ambos dentarios es estrechas y delgadas. Los dientes presentes son: el tercer incisivo izquierdo y el i3 derecho, los c izquierdo y derecho, el p2 izquierdo y el p2 derecho,

el p3 izquierdo y el p3 derecho, al igual que el p4 y el p4 derecho, el m1 izquierdo y el m1 derecho, también el m2 izquierdo.

Está presente el axis, dos vértebras cervicales, dos vértebras torácicas, una vértebra lumbar y cuatro costillas incompletas. En el esqueleto apendicular se encuentran elementos de la cintura escapular y la cintura pélvica: dentro de las estructuras que conservaron en la cintura escapular se encuentra ambas escápulas; también se conserva el extremo distal del húmero izquierdo, el extremo proximal del cúbito izquierdo, el radio completo, los metacarpos derechos II, III, IV y V, todos fracturados en el extremo proximal, las falanges derechas II, III, IV y V completas, los metacarpos izquierdos II, IV y V. También se tienen múltiples fragmentos de hueso que no presentan características con las que se puedan identificar.

Gruta de Loltún, Yucatán (Pleistoceno tardío): D.P. 68 INAH, p4 izquierdo completo; D.P. 40 INAH, p4 izquierdo completo y aislado; D.P. 24 INAH, p4 con la raíz ausente; D.P. 339 INAH, m1 izquierdo.

### **Descripción**

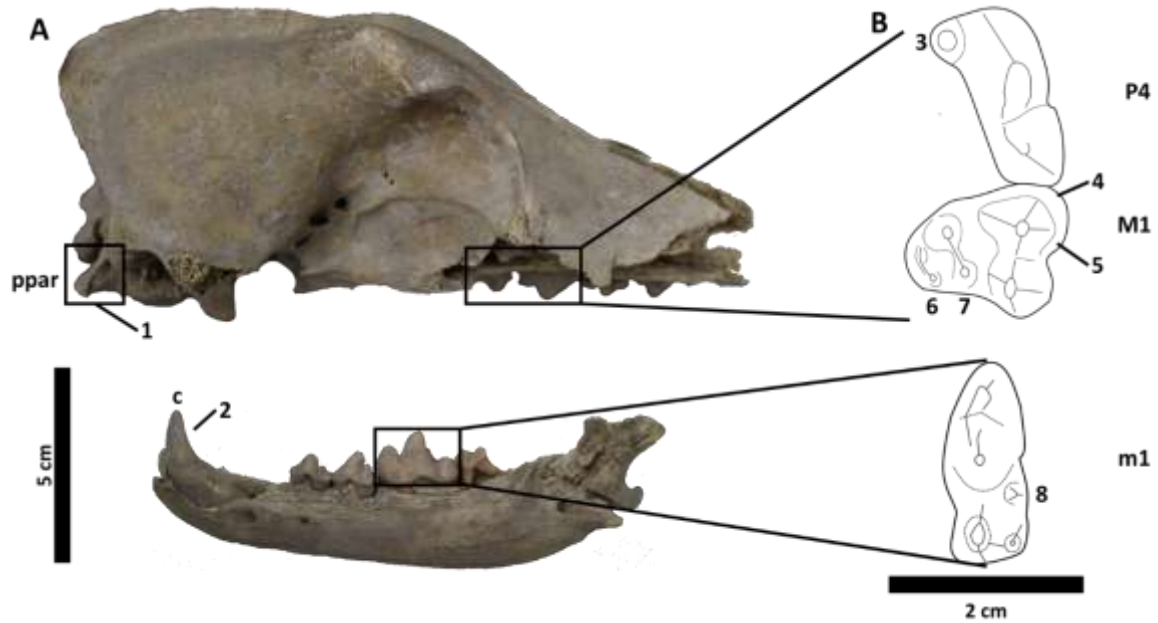
El cráneo se distingue por tener un proceso paraoccipital estrecho lateromedialmente (Fig. 3A), dirigido hacia la región ventral, fusionándose con la bula timpánica y expandiéndose posteriormente con la punta libre. No presenta foramen post-parietal y el escudo supraoccipital tiene forma triangular en vista posterior, con el inion proyectado posteriormente y los cóndilos occipitales sobresalientes.

En la dentición superior de *C. latrans*, la corona del I1 e I2 está formada por una cúspide principal con dos cúspides accesorias laterales. El I3 es caniniforme, aunque reducido a nivel de los otros incisivos y no presenta cúspide accesorias; presenta un cingulo basal en



la corona. Los caninos superiores tienen la corona ligeramente curvada. Los premolares, desde el P2 hasta el P3 están compuestos por una cúspide principal y dos cúspides posteriores. El P4 carece de cíngulo anterior; el paracono está desarrollado; el protocono está desarrollado y ubicado lingualmente (Fig. 3B). D.P. 4954 INAH se diferencia del resto por presentar un protocono más pronunciado. El M1 tiene parastilo reducido y permanece unido al paracono por una preparacrista; el paracono es más alargado que el metacono, el cíngulo labial está presente y es continuo; presenta hipocono diferenciado del cíngulo lingual, también presenta metaconulo. D.P. 45 INAH se diferencia del resto del material por poseer paracónulo entre el paracono y el protocono. El M2 presenta paracono, metacono e hipocono, con un parastilo corto y redondeado, presenta postprotocrista.

La forma del dentario es delgada y estrecha, el i3 está compuesto por una cúspide principal y dos cúspides accesorias laterales. El canino inferior es curvo. Los premolares p2-p4 están compuestos por una cúspide principal seguida de dos cúspides posteriores. El m1 presenta metaconido; el entocónido está unido al hipocónido por una cresta transversal, el hipocónido está situado en posición lateral en el talónido. En D.P.4408 INAH y D.P. 3668 INAH no se observa la cresta transversal que une al entocónido y al hipocónido debido al grado de desgaste.



**Figura 3. Cráneo y mandíbula de *Canis latrans* del ejemplar IIA-CanAr-63.** A. Arriba: vista lateral del lado derecho del cráneo de; Abajo: vista labial del dentario izquierdo. B. Arriba: esquemas en vista oclusal del P4 y del M1 izquierdos; abajo: esquema en vista oclusal del m1 izquierdo basado. Abreviaturas: ppar, proceso paraoccipital. 1, proceso paraoccipital expandido hacia posterior con la punta libre; 2, canino largo y delgado con corona curvada, 3, protocono del P4 presente; 4, parastilo del M1 reducido; 5, cingulo labial del M1 continuo; 6, hipocono del M1 presente; 7, metacónulo del M1 presente; 8, metacónido del m1 presente.

Elementos postcraneales.

En el axis alargado con el proceso espinoso bien desarrollado y los procesos transversos expandidos a los laterales en los extremos anteriores y posteriores, no se alcanza a observar el atlas. El resto de las vértebras cervicales no poseen un proceso espinoso desarrollado, las vértebras torácicas presentan el proceso espinoso. En húmero presenta la fosa olecranon, el foramen supratroclear, el epicóndilo lateral y el epicóndilo medial. El cubito izquierdo presenta el olecranon con el tubérculo olecranon, la incisura troclear donde se encuentra la apófisis ancónea y la incisura radial distal. El radio presenta la cabeza con

la circunferencia articular en el extremo proximal y en el extremo distal esta la tróclea del radio. Los tarsos tienen forma rectangular con dos procesos en los laterales cada uno. En los metacarpos solo se distingue la cabeza sin procesos sesamoideos. Las falanges presentan en el extremo distal un ensanchamiento que sostiene dos procesos laterales sobresalientes mientras que el extremo proximal presenta dos procesos laterales más cortos. Las medidas consideradas en los análisis estadísticos están especificadas en la Tabla 3.

**Tabla 3. Medidas dentales de *Canis latrans* fósil.** Las medidas están en milímetros.

	LC	AC	Lc	Ac	LP4	AP4	LM1	Atri	Atal	Lm1	atal	atri
Media	10.18	6.52	10.75	7.15	18.91	8.48	16.45	13.01	8.82	21.58	8.46	7.75
Min.	8.60	5.80	10.10	7.00	16.00	7.40	15.40	12.50	8.00	19.80	6.70	6.10
Max.	11.4	7.80	11.40	7.30	21.40	9.80	17.60	13.50	9.40	23.40	9.90	10.00
n	5	5	2	2	8	8	7	7	7	9	9	9

## ***Canis cf. C. latrans* Say, 1823.**

### **Material referido**

Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío): IGM 5333, asignado como *Canis aff. C. latrans* por Hernández-Junquera (1977), fragmento del dentario derecho que abarca desde el extremo anterior del alveolo del canino hasta el extremo posterior del alveolo del m3, rama ascendente y la porción anterior del dentario ausente, p4 fracturado en la zona oclusal, m1 fracturado de tal forma que el trigónido está ausente.

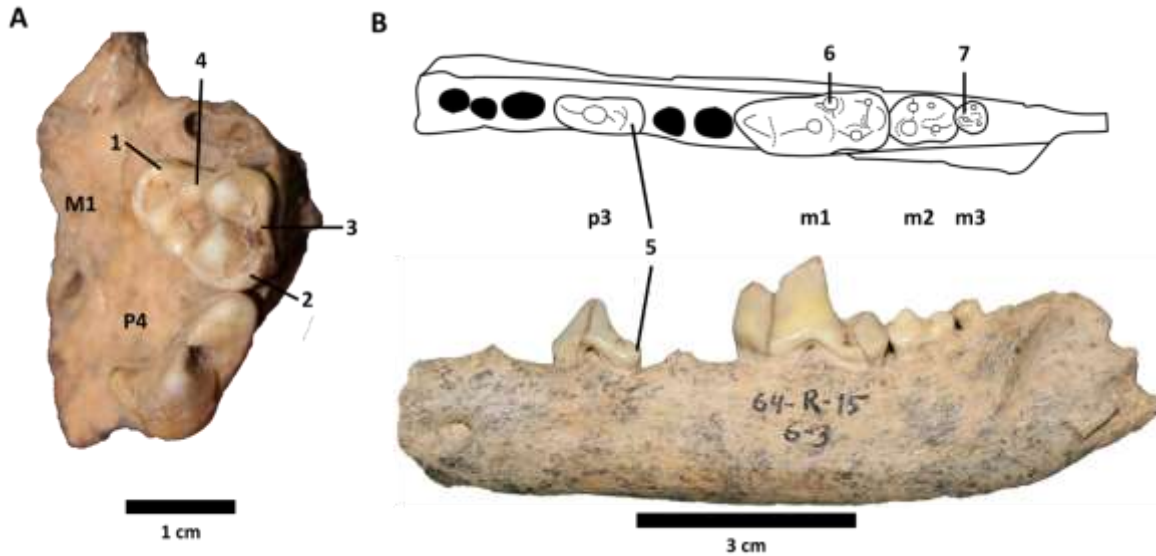
Tequesquinahua, Estado de México (Pleistoceno tardío): D.P. 109 INAH, fragmento de dentario izquierdo con el extremo medio y distal, solo está presente el m2; D.P. 110 INAH, fragmento del maxilar derecho con el P4 y el M1 presentes.

Tequiquiac, Estado de México (Pleistoceno tardío): IGM 5245, reportado como *Canis sp.* por Hibbard (1955), dentario derecho con la rama vertical completa junto con la rama mandibular fragmentada en la porción anterior. El p2 y m1 presentes, alveolos del p1, p3, p4, m2 y m3 presentes.

Valsequillo, Puebla (Pleistoceno tardío): D.P. 670 INAH, fragmento del dentario izquierdo sin rama ascendente y fragmentado en la porción anterior, presenta los dientes p3, m1, m2, m3 y los alveolos del p1, p2, p4.

### **Descripción**

Para la dentición superior, el P4 tiene un protocono pequeño que se extiende en dirección lingual y presenta paracono (Fig. 4A). El M1 presenta protocono, metacónulo, paracónulo, parastilo reducido unido al paracono por la preparacrista, cingulo labial continuo, paracono con mayor altura y tamaño que el metacono y el hipocono diferenciado del cingulo lingual.



**Figura 4. Fragmento de maxilar y dentario de *Canis* cf. *C. latrans*.** A. D.P. 110 INAH, vista oclusal del maxilar derecho. B. D.P. 670 INAH, esquema de la vista oclusal junto con la vista labial del dentario izquierdo. 1, hipocono del M1 reducido; 2, parastilo del M1 reducido; 3, cíngulo labial del M1 continuo; 4, metacónulo del M1 presente; 5, cúspide posterior del p3 reducida; 6, metacónido del m1 presente; 7, dos cúspides en el trigónido del m3.

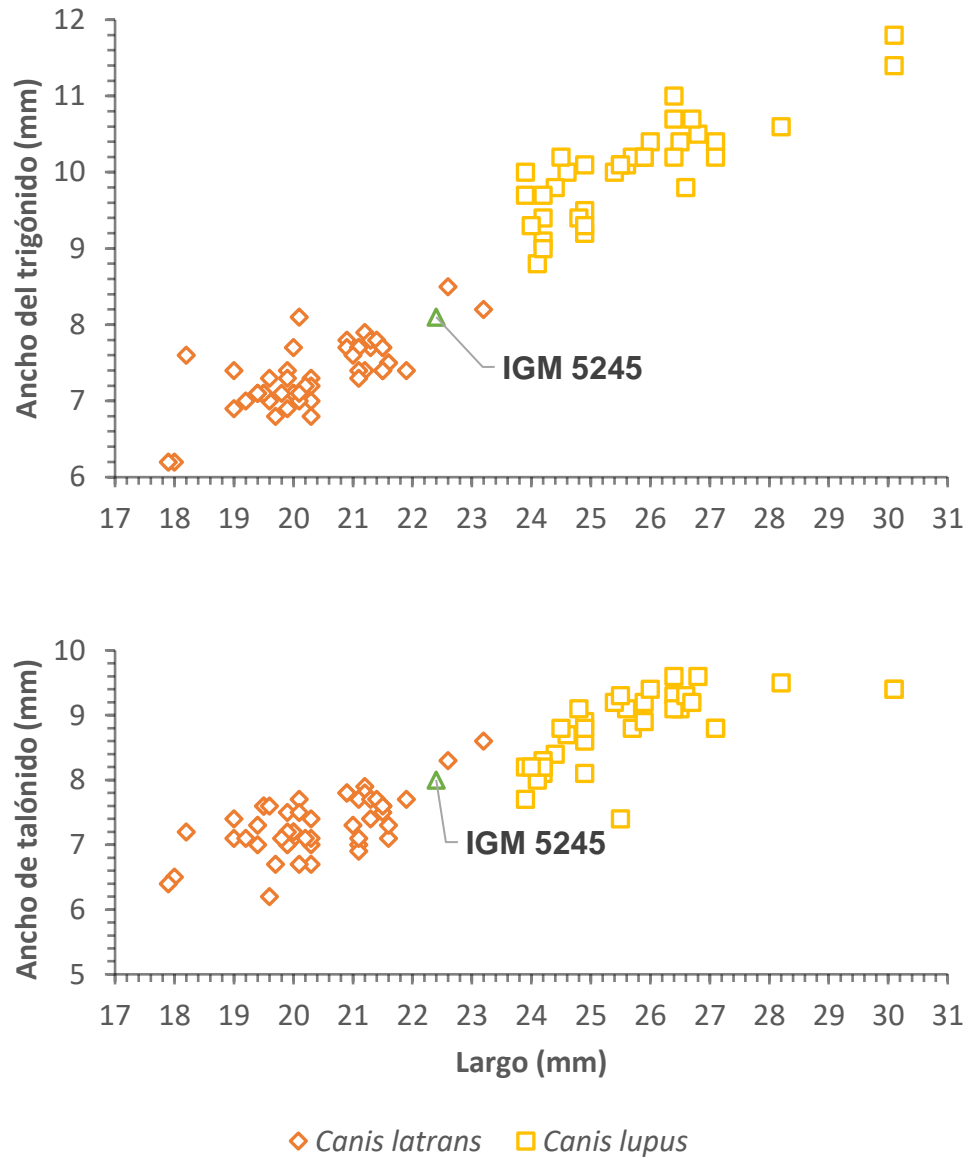
El dentario es delgado y estrecho, con el proceso angular presentando un gancho dorsal y la fosa de inserción del musculo pterigoideo medial grande. En la dentición inferior los premolares están compuestos por una cúspide principal y dos cúspides posteriores. El m1 presenta el borde anterior del paracónido recurvado, presenta metacónido, el entocónido está bien diferenciado del hipocónido y unido a este por una cresta transversal, el hipocónido está ubicado en posición lateral en el talónido (Fig. 4B). IGM 5245 se diferencia del resto debido a que el entocónido no se diferencia totalmente del hipocónido. El m2 presenta cíngulo anterolabial bien desarrollado el metacónido tiene menor altura que el protocónido, presenta entocónido e hipocónido, no presenta paracónido. D.P. 109 INAH se diferencia del resto ya que solo presenta hipocónido y el cíngulo anterolabial está menos

desarrollado. El m3 presenta dos cúspides en el trigónido. Las medidas dentales de los ejemplares están detalladas a continuación (Tabla 4).

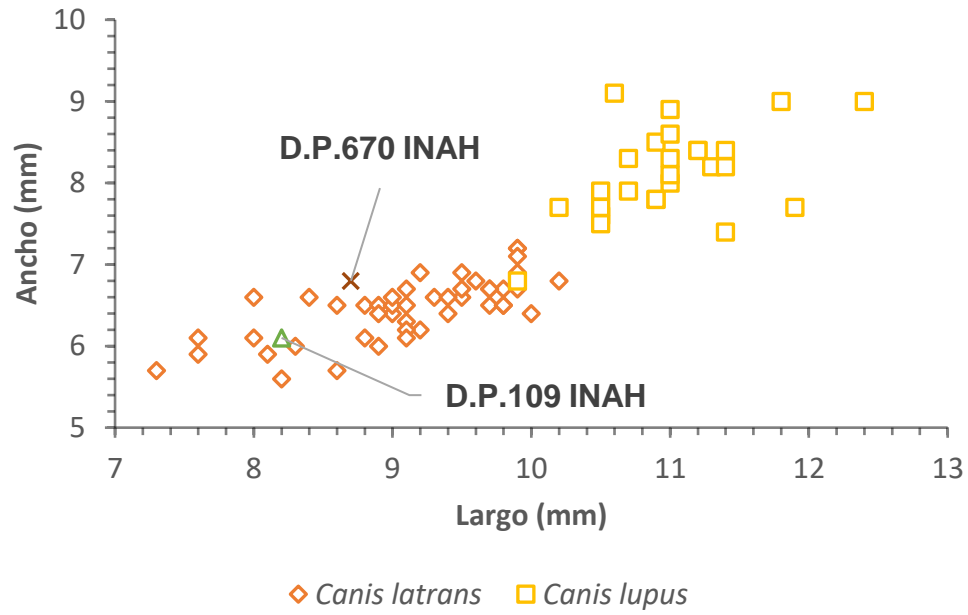
**Tabla 4. Medidas dentales de *Canis cf. C. latrans* fósil.** Las medidas están en milímetros.

Material	LP4	AP4	LM1	Atri	Atal	Lm1	atri	Atal	Lm2	Am2	Lm3	Am3
D.P. 110	16.10	4.90	11.50	11.20	8.90							
IGM 5245						22.40	8.10					
IGM 5333									8.80	6.60		
D.P. 109									8.20	6.10		
D.P. 670						21.20	8.50	8.10	8.70	6.80	4.20	4.40

La talla de los distintos elementos dentales permitió la identificación del material, ya que el m1 del ejemplar fósil IGM 5245 se ajusta a las poblaciones actuales de *C. latrans* (Fig. 5), al igual que lo hacen los fósiles que presentan m2 (D.P. 109 INAH y D.P. 670 INAH) (Fig. 6).



**Figura 5. Talla de IGM 5245 conferido a *Canis latrans*.** Comparación de la talla del m1 de IGM 5245 con respecto a la de los ejemplares actuales de *C. latrans* y *C lupus*.



**Figura 6. Talla de los ejemplares conferidos a *Canis latrans*.** Comparación entre las medidas de los m2 pertenecientes a ejemplares fósiles (D.P. 109 INAH y D.P. 670 INAH) contra m2 de ejemplares actuales de *C. latrans* y *C. lupus*.



## ***Canis lupus* Linnaeus, 1758**

*Canis lupus* Linnaeus, 1758.

*Canis occidentalis furlongi* Merriam, 1910.

*Canis milleri* Merriam, 1912.

*Aenocyon milleri* Merriam, 1918.

*Canis lupus lunellensis* Bonifay, 1971.

### **Material referido**

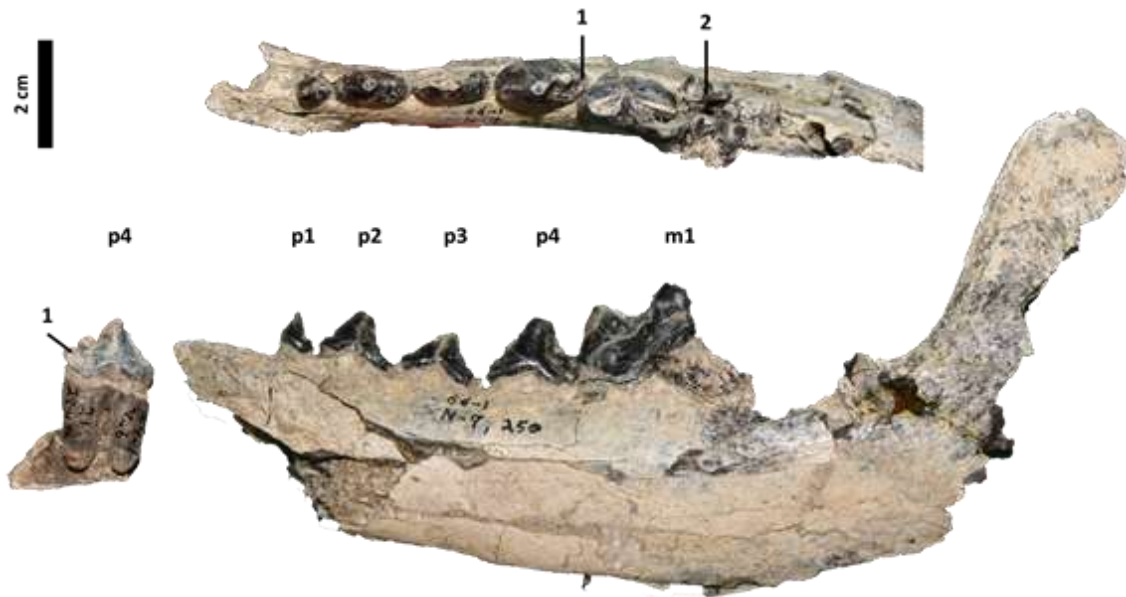
Valsequillo, Puebla (Pleistoceno tardío): D.P. 656 INAH, fragmento del dentario derecho sin rama ascendente, p3, p4, m1 y m2 presentes con un alto grado de desgaste, P4 fragmentado en el extremo anterior; D.P. 663 INAH, dentario derecho con la rama ascendente y la rama mandibular fragmentadas en el extremo posterior, proceso coronoides alargado, p1, p2 y p4 completos, p3 fragmentado en la región bucal y el m1 fragmentado en el trigónido, además presenta desgaste; D.P. 658 INAH, p4 con una cúspide posterior a la cúspide principal incrustado en un fragmento de dentario.

El Cedral, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío): D.P. 3547 INAH, astrágalo izquierdo con fractura en la zona medial hacia proximal; D.P. 3696 INAH, premolar completo con la corona fracturada. Presenta una cúspide accesorio posterior a la cúspide principal.

### **Descripción.**

El dentario tiene forma estrecha y delgada (Fig. 7). Los premolares tienen formas largas y estrechas, con coronas pequeñas, el p1 y el p2 no presentan cúspides accesorias; el p4 presenta una cúspide posterior indiferenciada del cingulo posterior. El m1 tiene el borde

anterior del paracónido recurvado, presenta metacónido y protocónido en el trigónido. El m2 presenta cíngulo anterolabial bien desarrollado. Las medidas dentales están especificadas en la Tabla 5. El esqueleto apendicular solo presenta astrágalo, este tiene forma cuboidal con ambas trócleas presentes y el cuerpo presenta superficie maleolar.



**Figura 7. Maxilar de *Canis lupus*.** D.P. INAH 656, arriba: vista oclusal del maxilar izquierdo; abajo: vista labial del maxilar izquierdo. Izquierda: vista lateral del p4 correspondiente al ejemplar D.P. 658 INAH.. 1, metacónido presente; 2, segunda cúspide posterior indiferenciada del cíngulo posterior.

**Tabla 5. Medidas dentales de *Canis lupus* fósil.** Las medidas están en milímetros.

Material	Lp1	Ap1	Lp3	Ap3	Lp4	Ap4	Lm1	atri	atal	Lm2	Am2
D.P. 656			14.00	6.80			30.00	11.80	12.00	11.00	9.30
D.P. 663	6.00	5.30	12.60	6.20	16.80	8.50					
D.P. 658					17.40	8.70					
D.P. 3696					15.60	6.50					

***Canis cf. C. lupus* Linnaeus, 1758**

**Material referido.**

Mina de Arena de San Vicente, Estado de México (Pleistoceno): D.P. 28 INAH, fragmento del cráneo con el arco cigomático derecho y el maxilar derecho con el M2 presente, presenta la raíz del M1.

**Descripción.**

El arco cigomático está arqueado dorsoventralmente, el borde orbital del cigomático no está ensanchado (Fig. 8). El M2 presenta metacónulo, postprotocrista, paracono, metacono, protocono e hipocono reducido. Las especificaciones de la talla están en la Tabla 6.



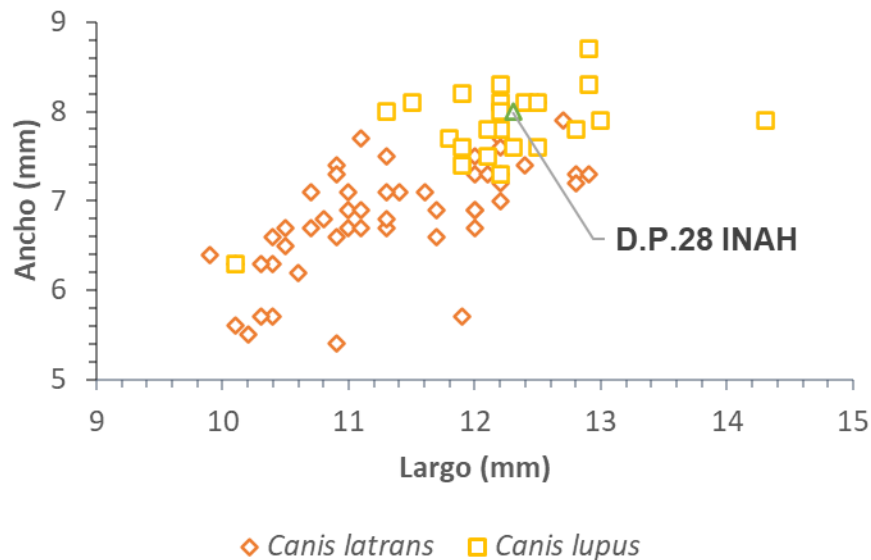
**Figura 8. Ejemplar D.P. 28 INAH.** A: Arriba, vista lateral del arco cigomático y porción posterior del maxilar izquierdo; Abajo, vista oclusal del arco cigomático y porción posterior del maxilar izquierdo. B: Esquema en vista oclusal del M2 izquierdo basado en el ejemplar D.P. 28 INAH. 1, arco cigomático

fuertemente arqueado dorsoventralmente con el borde orbital del cigomático sin ensanchar; 2, metacónulo del M2 ausente; 3, postprotocrista del M2 presente; acig, arco cigomático.

**Tabla 6. Medidas dentales de *Canis cf. C. lupus* fósil.** Las medidas están en milímetros.

Material	LM2	AM2
D.P. 28 INAH	12.3	8

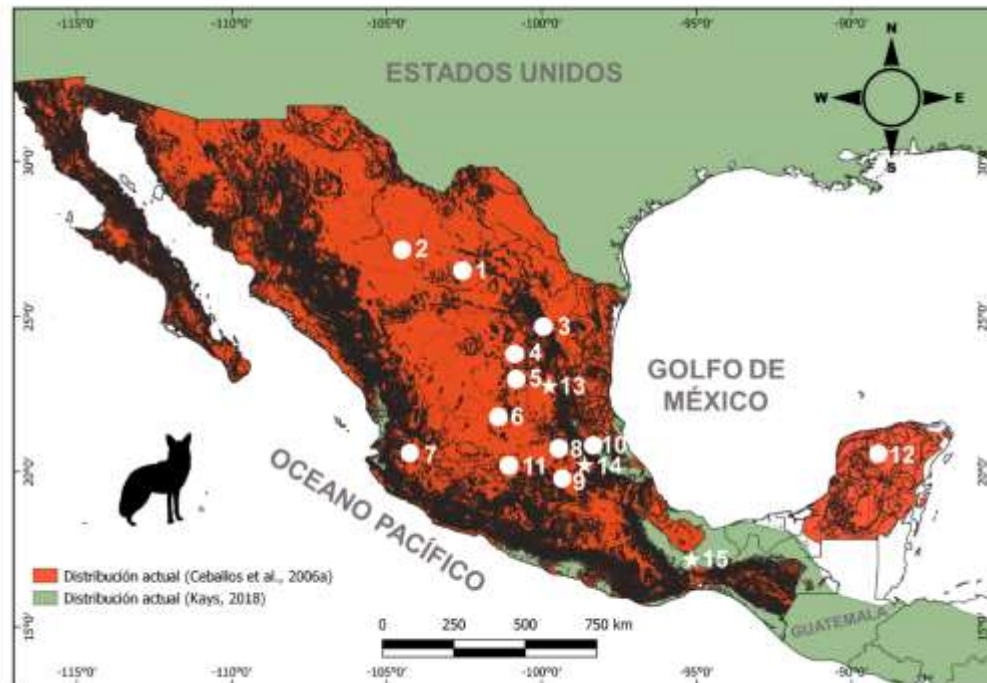
El ejemplar D.P. 28 INAH no presenta el M1, el ejemplar solo cuenta con el M2. Debido a esto, se comparó la talla del M2 con la talla de los ejemplares actuales de *C. lupus* y *C. latrans* (Fig. 9). La talla del M2 se agrupó con la talla de *C. lupus* reciente, por lo que fue conferido a esta especie.



**Figura 9. Talla del ejemplar fósil conferido a *Canis lupus*.** Comparación entre las medidas en milímetros de los M2 perteneciente al ejemplar fósil D.P. 28 INAH contra M2 de ejemplares actuales de *C. latrans* y *C. lupus*.

## 7.2. Distribución durante el Pleistoceno y la actualidad de *Canis latrans* y *C. lupus*

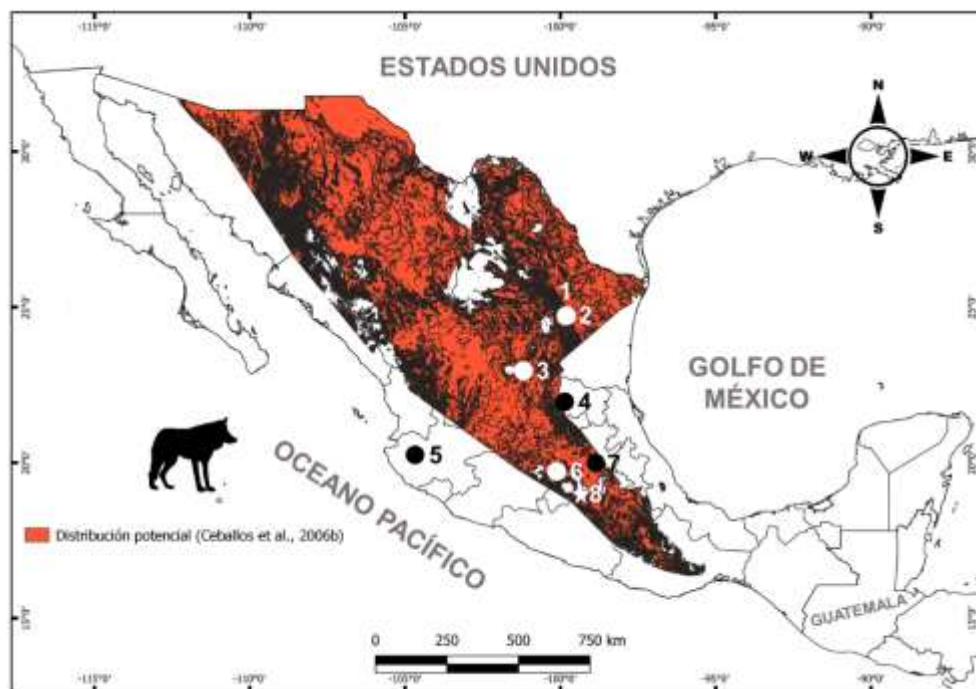
*Canis latrans* está registrado en 13 localidades de Pleistoceno tardío. Estas localidades abarcan desde la planicie Chihuahua-Coahuila al Norte, pasando por la Sierra Madre Oriental, el Cinturón volcánico trans-mexicano y la Meseta Central, alcanzando la planicie de Yucatán al Sur. En este trabajo se reportan tres localidades no referidas anteriormente: 1) La laguna de la Media Luna, San Luis Potosí, 2) Tequesquinahua, Estado de México y 3) Cueva de Monte Flor, Oaxaca (Fig. 10).



**Figura 10. Distribución de *Canis latrans* durante el Pleistoceno en comparación con la distribución actual.** Los círculos representan las localidades fósiles reportadas por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017). Las estrellas representan las nuevas localidades fósiles reportadas en este trabajo. 1) Cuatro Ciénegas, Coahuila; 2) Cueva Jiménez, Chihuahua; 3) Cueva San Josecito, Nuevo León; 4) El Cedral, San Luis Potosí; 5) La Presita, San Luis Potosí; 6) El Cedazo, Aguascalientes; 7) Chapala-Zacoalco, Jalisco; 8) Tequixquiac, Estado de México; 9) Tlapacoya, Estado de México; 10)

Valsequillo, Puebla; 11) La Cinta-Portalillos, Michoacán; 12) Gruta de Loltún, Yucatán; 13) Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí; 14) Tequesquinahua, Estado de México; 15) Cueva Monte Flor, Oaxaca.

Por su parte, el registro fósil de *C. lupus* durante el Pleistoceno está limitado a la Sierra Madre Oriental y al Cinturón volcánico trans-mexicano, delimitando la distribución del lobo gris al centro del país (Fig. 11). Solo se registró una nueva localidad en la Mina de arena San Vicente en el Estado de México. Se cree que en la actualidad *C. lupus baileyi* se distribuyó principalmente al norte y centro de México, teniendo como límite el mar al oeste, Veracruz al este y Oaxaca al sur.

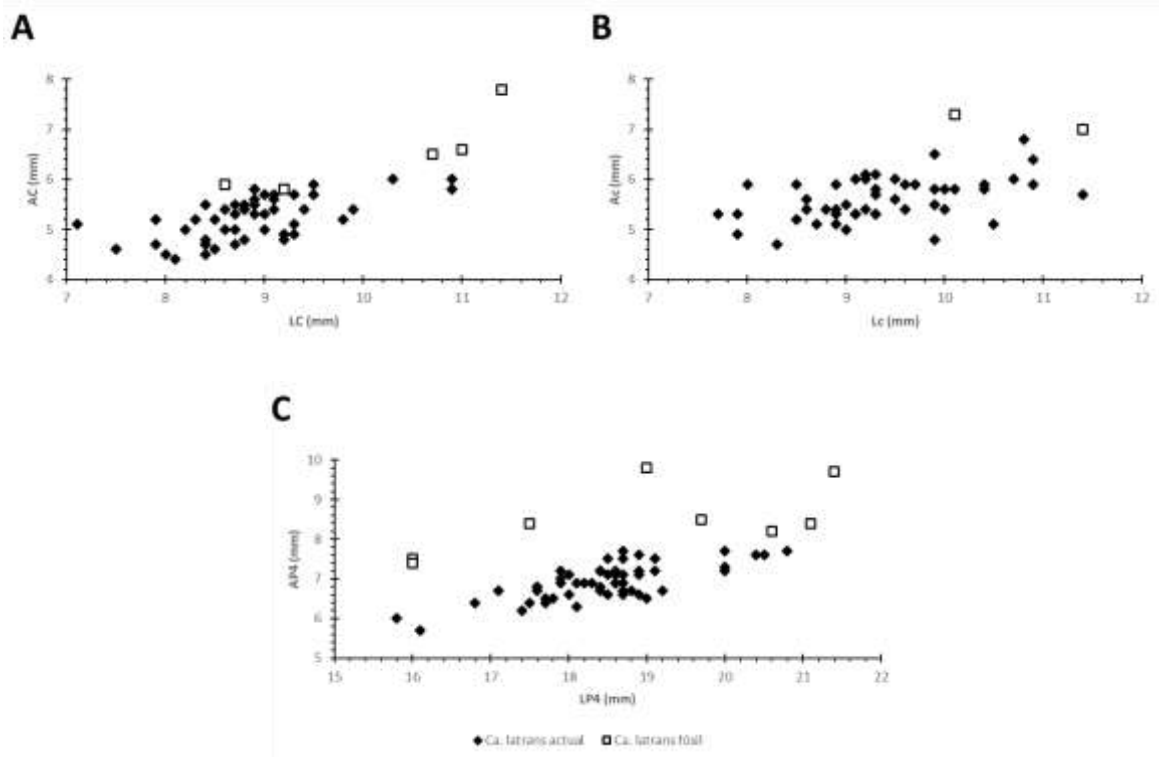


**Figura 11. Distribución de *Canis lupus* durante el Pleistoceno en comparación con la distribución actual.** Los círculos representan las localidades fósiles reportadas por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017). La estrella representa la nueva localidad fósil reportada en este trabajo. 1) Minas, Nuevo León; 2) Cueva San Josecito, Nuevo León; 3) El Cedral, San Luis Potosí; 4) Mina San

Antonio, San Luis Potosí; 5) Chapala-Zacoalco, Jalisco; 6) Tequixquiac, Estado de México; 7) Valsequillo, Puebla; 8) Mina de Arena San Vicente, Estado de México.

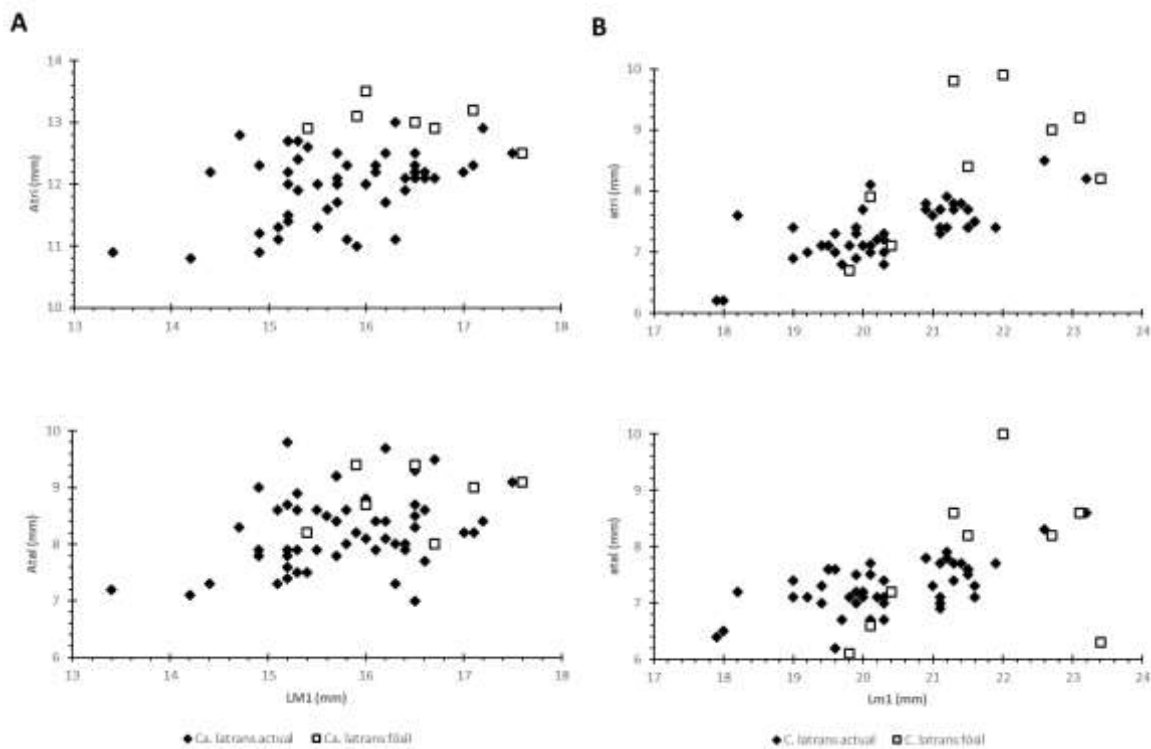
### 7.3. Comparación morfométrica entre especímenes fósiles y actuales

En los análisis exploratorios realizados en los elementos dentales evaluados se obtuvieron agrupaciones que diferenciaron las variables de la muestra fósil con respecto a la actual. En el C se observó una agrupación en el ancho (Fig. 12A) al igual que en el c (Fig. 12B) y en el P4 (Fig. 12C). Con el M1, el ancho del trigón de los miembros fósiles se diferenció del de los miembros actuales (Fig. 13A.), mientras que el ancho trigónido y del talónido de los m1 fósiles se diferenciaron de los actuales (Fig. 13B.).



**Figura 12. Comparación entre la talla de los ejemplares actuales de *Canis latrans* con respecto a los fósiles.** A: Gráfico de dispersión donde se compara la talla del C en ejemplares actuales contra el C en ejemplares fósiles. B: Grafico de dispersión donde se compara la talla del c en ejemplares

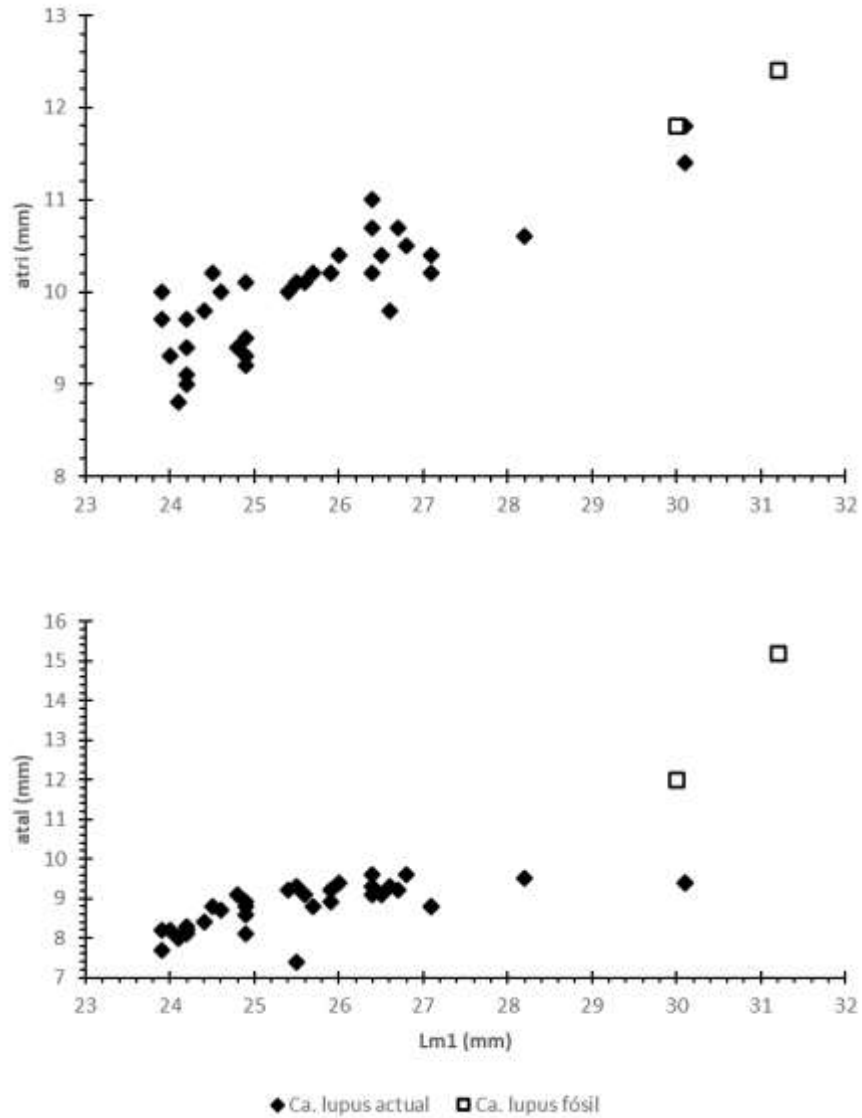
actuales contra el c en ejemplares fósiles. C: Gráfico de dispersión donde se compara la talla del P4 en ejemplares actuales contra el P4 en ejemplares fósiles.



**Figura 13. Comparación entre la talla de los molares en los ejemplares actuales de *Canis latrans* con respecto a los fósiles.** A: Gráfico de dispersión donde se compara la talla del M1 en ejemplares actuales contra la talla del M1 en ejemplares fósiles. B: Gráfico de dispersión donde se compara la talla del m1 en ejemplares actuales contra la talla del m1 en ejemplares fósiles.



En *C. lupus* el ancho del trigónido y del talónido del m1 se diferenciaron entre los miembros fósiles y los actuales (Fig. 14.).



**Figura 14. Comparación entre la talla de los ejemplares actuales de *Canis lupus* con respecto a los fósiles.** Gráfico de dispersión donde se compara la talla del m1 de ejemplares fósiles contra la talla del m1 en los ejemplares actuales. Abreviaciones: Lm1, largo del primer molar inferior; atri, ancho del trigónido del m1; atal, ancho del talónido del m1.

Las diferencias observadas entre la talla de los dientes de los miembros actuales comparados con los miembros fósiles de *Canis latrans* (Tabla 7) fueron las siguientes: el canino superior de los especímenes fósiles es 12.8% más largo y 19.9% más ancho que en los ejemplares actuales. El canino inferior de los ejemplares fósiles es 12.7% más largo y 21.5% más ancho que en los especímenes actuales. Por otra parte, el P4 de los miembros fósiles de *C. latrans* es 2.6% más largo y 19.0% más ancho que en los actuales. En el caso de los molares, el M1 de los miembros fósiles fue 4.2% más largo en comparación a los miembros actuales, el trigónido y el talónido son 7.8% y 6.7% más anchos respectivamente, con respecto a los ejemplares actuales. Por último, el m1 de los ejemplares fósiles fue 5.4% más largo, el trigónido 13.1% más ancho y el talónido 5.6% más ancho respecto a los ejemplares actuales.

**Tabla 7. Comparación de la media de la talla de los elementos dentales fósiles y actuales de *Canis latrans*.** Los valores están expresados en milímetros (mm). Los tamaños de muestra son los siguientes: C fósil, n=5; C actual, n=51; c fósil, n= 2; c actual, n= 49; P4 fósil, n= 9; P4 actual, n= 54; M1 fósil, n= 8; M1 actual, n= 54; m1 fósil, n= 11; m1 actual, n=48.

Elemento dental.	Variable.	Media fósil.	Media actual.	Diferencia entre medias.	%.
Caninos superiores	LC	10.18 ± 1.21	8.87 ± 0.71	1.30	12.82
	AC	6.52 ± 0.79	5.22 ± 0.42	1.29	19.90
Caninos inferiores	Lc	10.75 ± 0.91	9.37 ± 0.84	1.37	12.77
	Ac	7.15 ± 0.21	5.60 ± 0.43	1.54	21.56
P4	LP4	18.91 ± 2.18	18.40 ± 0.97	0.50	2.67
	AP4	8.48 ± 0.88	6.86 ± 0.60	1.61	19.06
M1	LM1	16.45 ± 0.75	15.75 ± 0.79	0.70	4.29
	Atri	13.01 ± 0.30	11.99 ± 0.55	1.01	7.83
	Atal	8.82 ± 0.55	8.23 ± 0.66	0.59	6.72
m1	Lm1	21.58 ± 1.31	20.40 ± 1.10	1.18	5.49
	Atri	8.46 ± 1.12	7.35 ± 0.43	1.11	13.17
	Atal	7.75 ± 1.29	7.31 ± 0.45	0.43	5.63

Los análisis estadísticos ( $p \leq 0.05$ ) indicaron que hay diferencias significativas en la mayoría de las variables (Tabla 8). El ancho de los caninos superiores de las muestras fósiles tuvo diferencia significativa respecto a la muestra actual ( $t= 0.0209$ ), al igual que el ancho del c

( $t= 0.0316$ ), el ancho del P4 ( $t= 0.000000001072$ ), el largo del m1 ( $t= 0.0057$ ) y el ancho del trigónido del m1 ( $t= 0.0174$ ). La pieza dental que difiere en todas las variables evaluadas fue el M1, donde el largo ( $t= 0.0306$ ), el ancho del trigón ( $t= 0.0000009315$ ) y el ancho del talón ( $t= 0.0270$ ) de los fósiles tienen diferencias significativas respecto a los de los miembros actuales. Sin embargo, el resto de las pruebas arrojaron resultados altamente sugestivos, ya que indican que existen diferencias entre las variables puestas a prueba, pero no tienen el sustento estadístico. Estas variables fueron el largo del C ( $t= 0.0728$ ) y el largo del c ( $t= 0.2724$ ). Las variables que no presentaron una tendencia a separar los datos fósiles de los actuales fue el largo del P4 ( $t= 0.5384$ ) y el ancho del talónido del m1 ( $t= 0.3437$ ).

**Tabla 8. Prueba de t en *Canis latrans*.** En las columnas se muestra la variable con la que se realizó la prueba de t. Para el primer molar superior (M1) se tomó el ancho del trigón y el ancho del talón, mientras que en el primer molar inferior (m1) se tomó el ancho del trigónido y el ancho del talónido. Los valores en negritas demuestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

	Largo	Ancho	Atri/atri	Atal/atal
C	0.0728	<b>0.0209</b>		
c	0.2724	<b>0.0316</b>		
P4	0.5384	<b>0.000000001072</b>		
M1	<b>0.0306</b>		<b>0.0000009315</b>	<b>0.0270</b>
m1	<b>0.0057</b>		<b>0.0174</b>	0.3437

En el caso de *C. lupus*, los análisis se restringieron al m1. La media de las variables en los elementos fósiles fue mayor al promedio de los elementos actuales (Tabla 9): el largo de los m1 fósiles fue 16.0% más largo que en los m1 actuales, el ancho del trigónido en los miembros fósiles fue 17.0% más ancho que en los miembros actuales y el ancho del talónido en los ejemplares fósiles fue 35.3% más ancho que en los ejemplares actuales.

El análisis estadístico ( $p \leq 0.05$ ) (Tabla 10) indicó que la media del largo del m1 de los miembros fósiles es distinto al largo de la media del m1 de los actuales ( $t= 0.0422$ ).

Igualmente, el ancho del trigónido en ejemplares fósiles fue distinto respecto al ancho del trigónido de los ejemplares actuales ( $t= 0.000008605$ ). El ancho del talónido del material fósil no tiene diferencias significativas respecto al material actual, aunque el resultado obtenido es altamente sugestivo ya que el valor alude a que si existen diferencias significativas ( $t= 0.2036$ ).

**Tabla 9. Comparación entre la media de los elementos dentales fósiles y actuales de *Canis lupus*.** La cual está expresada en milímetros (mm). Los tamaños de muestra son: m1 fósil,  $n= 2$ ; m1 actual,  $n= 35$ .

Elemento dental.	Variable.	Media fósil.	Media actual.	Diferencia entre medias.	%.
m1	Lm1	30.60 ± 0.84	25.68 ± 1.53	4.92	16.07
	Atri	12.10 ± 0.42	10.04 ± 0.64	2.06	17.02
	Atal	13.60 ± 2.26	8.79 ± 0.56	4.81	35.36

**Tabla 10. Prueba de t en *Canis lupus*.** En las columnas se muestra la variable con la que se realizó la prueba de t. Los valores en negritas reflejan diferencias significativas.

	Lm1	Atri	Atal
m1	<b>0.0422</b>	<b>0.000008605</b>	0.2036

#### 7.4. Estimaciones paleobiológicas

**Masa corporal.** La masa corporal estimada mediante la ecuación de Legendre y Roth (1988) fueron mayores que aquellas calculadas por Van Valkenburgh (1990) (Tabla 11). Se estimó que *Canis latrans* durante el Pleistoceno tenía un promedio de masa corporal promedio (PMC) de 18.30 kg según la ecuación de Legendre y Roth (1991), y 16.25 kg según la ecuación de Van Valkenburgh (1990). Por su lado, los especímenes para ejemplares actuales dieron valores de PMC de 14.12 kg según la ecuación Legendre y Roth (1988) y 14.80 kg según la ecuación de Van Valkenburgh (1990). Se estimó que *C. lupus* durante el Pleistoceno tenía un PMC de 45.48 kg según Legendre y Roth (1988) y 30.48 kg según Van Valkenburgh (1990). Se calcula que en los miembros actuales posee un PMC de 28.21 kg según Legendre y Roth (1988) y 22.21 kg según Van Valkenburgh (1990).

**Tabla 11. Media de los estimados de masa corporal en *Canis latrans* y *C. lupus*.** La media de masa corporal de los estimados por especie y periodo está expresada en kilogramos (kg).

Taxón.	Periodo.	Legendre y Roth (1988)	Van Valkenburgh (1990)
<i>Canis latrans.</i>	Pleistoceno tardío	18.30 ± 4.11	16.25 ± 1.31
	Actualidad	14.12 ± 2.50	14.80 ± 1.56
<i>Canis lupus.</i>	Pleistoceno tardío	45.48 ± 3.81	30.48 ± 1.53
	Actualidad	28.21 ± 4.63	22.21 ± 2.49

**Presas potenciales.** Con los estimados de masa corporal se calculó el tamaño típico de presa (TTP) y el tamaño máximo de presa (TMP). En promedio, el TTP y el TMP de los miembros fósiles (Tabla 12) y actuales (Apéndice 1, Tabla 16) de *C. latrans* obtenidos a través de la MC calculada por el método de Legendre y Roth (1988) fue mayor a la obtenida por la ecuación de Van Valkenburgh (1990). También se observó que el TTP y TMP de *C. latrans* fue mayor durante el Pleistoceno con respecto al presente.

**Tabla 12. Tamaño TTP y TMP en miembros fósiles de *Canis latrans*.** El TTP y TMP están expresados en kilogramos (kg). Los valores obtenidos con la MC según Legendre y Roth (1988) están separados de aquellos donde se utilizó la MC según Van Valkenburgh (1990).

Ejemplar	Legendre y Roth (1988)		Van Valkenburgh (1990)	
	TTP	TMP	TTP	TMP
D.P. 339 INAH	6.97	84.48	5.94	72.48
D.P. 3686 INAH	9.65	115.19	7.21	87.29
D.P. 4408 INAH	11.42	135.29	6.45	78.42
IGM 5240	3.90	48.51	4.92	60.56
Media	7.98 ± 3.28	95.86 ± 37.85	6.13 ± 0.96	74.68 ± 11.21

Sucede lo mismo con *C. lupus*, ocupando el método según Legendre y Roth (1988), el TTP y el TMP del Pleistoceno (Tabla 13) y el presente (Apéndice 1, Tabla 17) son mayores con respecto a los obtenidos por la ecuación de Valkenburgh (1990). En ambos casos, se obtuvo una disminución en el TTP y el TMP desde el Pleistoceno hasta la actualidad.

**Tabla 13. Tamaño TTP y TMP en miembros fósiles de *Canis lupus*.** El TTP y TMP están expresados en kilogramos (kg). Los valores obtenidos con la MC según Legendre y Roth (1988) están separados de aquellos donde se utilizó la MC según Van Valkenburgh (1990).

Ejemplar	Legendre y Roth (1988)		Van Valkenburgh (1990)	
	TTP	TMP	TTP	TMP
D.P. 656 INAH	41.08	458.21	19.61	226.63
D.P. 663 INAH	51.91	573.6	22.58	259.17
Media	46.49 ± 7.65	515.9 ± 81.59	21.09 ± 2.1	242.9 ± 23

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Observaciones taxonómicas

#### *Canis latrans* y *Canis* cf. *C. latrans*

Nuestros resultados demuestran que el coyote se distingue de otros miembros del género *Canis* del Pleistoceno tardío de México como *C. lupus* o '*C.*' *dirus* por diferencias observadas principalmente en la morfología del M1.

A pesar de que el M1 de los ejemplares estudiados presentaron las características diagnósticas propuestas por Nowak (1979) y Tedford *et al.* (2009), dos ejemplares (D.P. 45 INAH y D.P. 110 INAH) tuvieron una cúspide atípica en la especie, el paracónulo. La variación intraespecífica en la morfología de los dientes en cánidos ha sido estudiada en zorros (*Vulpes vulpes*, *V. lagopus*, *Urocyon cinereoargenteus*) (Pavlinov, 1975; Szuma, 2000; Gisburne y Feldhamer, 2005; Nanova, 2011; Szuma, 2011) y en el lobo gris (*C. lupus*) (Severtsov *et al.*, 2015). Severtsov *et al.* (2015) reportan que los dientes con mayor variación intraespecífica son aquellos que no están involucrados en la alimentación del lobo (P1, p1 y m3), ya que son susceptibles a anomalías durante el desarrollo. Sin embargo, estos dientes no son los únicos que pueden presentar variación (Nanova, 2011). Es probable que la presencia del paracónulo se deba a variación intraespecífica debido a que estos ejemplares presentaron el resto de los caracteres diagnóstico y su talla se agrupó con la de los coyotes actuales.

Por su parte, la ausencia del M1 en la mayoría de los ejemplares conferidos a *C. latrans* demostró que otro elemento dental de importancia taxonómica fue el m3. De acuerdo con Tedford *et al.* (2009) el m3 del coyote presenta dos cúspides en el trigónido, característica que permite diferenciar a *C. latrans* de '*C.*' *dirus* y *C. lupus*.

El material IGM 5245 fue clasificado por Hibbard (1955) como *Canis* sp. Este ejemplar se confirió a *C. latrans* debido a que, al comparar la talla del m1 con la de miembros recientes de *C. latrans* y *C. lupus*, las medidas tomadas de este ejemplar se agruparon con el coyote.

### ***Canis lupus* y *Canis* cf. *C. lupus***

De acuerdo con Tedford *et. al.* (2009) *C. lupus* se diferencia de otros *Canis* del Pleistoceno tardío de México por tener el p4 conformado por una cúspide principal seguida de una cúspide posterior y una segunda cúspide posterior indiferenciada del cíngulo posterior. En este estudio no se observó esta característica en ningún diente, ya sea fósil o actual, por lo que es probable que este caracter no sea válido para la identificación. No obstante, la talla del M1 y m1 tienen importancia taxonómica a la hora de diferenciar a *C. lupus* de *C. latrans*.

La identificación de los ejemplares conferidos a *C. lupus* se basó principalmente en la talla del M2. Nowak (1979) y Tedford *et al.* (2009) señalaron que existe una similitud morfológica entre los dientes entre *C. lupus* y '*C.*' *dirus*. Sin embargo, durante este estudio se observó que la talla de los elementos dentales puede servir como indicador para poder diferenciarlos. Al comparar la talla del M2 fósil con la de miembros actuales de *C. lupus baileyi* se obtuvo una agrupación en los datos, implicando que no hubo diferencias entre lobos fósiles y actuales. La talla en el M2 de *C. lupus* puede ser una característica importante al momento de identificar esta especie en el registro fósil de México dado a que no ha presentado cambios.



## 8.2. Diferencias entre la distribución fósil y la actual

Durante el Pleistoceno, la distribución de *Canis latrans* y de *C. lupus* en México fue distinta a la distribución actual. El coyote aumentó su rango de distribución, mientras que, el lobo gris la disminuyó, a tal grado que se considera naturalmente extinto en la región (Ceballos, 2014; Kays, 2018).

En México se había propuesto que *C. latrans* durante el Pleistoceno ocupaba la zona norte del país (Leopold, 1959) y que su distribución fue en aumento sobrepasando las fronteras con Guatemala y Belice, argumentando que es debido a la expansión de la mancha urbana (Sosa-Escalante et al., 1997; Hody y Kays, 2018; Kays, 2018). Sin embargo, en este estudio se observó que, si bien, la mayoría de las localidades fósiles de *C. latrans* están concentradas en el norte y centro del país, también existen localidades al sur. En total, la distribución engloba las provincias de mesetas y cordilleras de Chihuahua-Coahuila (CH-CO), la cordillera central (CeP), la Sierra Madre Oriental (SMOr), el Cinturón volcánico trans-mexicano (TMVB) y la península de Yucatán (YPL). Sosa-Escalante *et al.* (1997) consideraron que la presencia de ejemplares actuales de *C. latrans* colectados en Yucatán se debió a la dispersión de la especie en respuesta al establecimiento de áreas agrícolas y ganaderas. Nuestros resultados muestran la presencia de *C. latrans* en los estados de Yucatán y Oaxaca durante el Pleistoceno, lo que sugiere la presencia de poblaciones naturales de este cánido desde el Pleistoceno en el sur del país.

En la actualidad, el coyote ha ampliado su distribución geográfica, alcanzando las provincias morfotectónicas de la península de Baja California, planicies y sierras del Noroeste, Sierra Madre Occidental, llanuras costeras del Golfo y Sierra Madre de Chiapas (Ceballos, 2014; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2013)

Existen varias hipótesis que pueden explicar la expansión del coyote. Cove *et al.* (2012) concluyó que la extirpación de depredadores tope, probablemente debido a la caza humana, pudo haber ayudado al coyote a expandirse debido a que redujo el riesgo de depredación lo que le permitió alimentarse de presas más grandes. Por su parte, Parker (1995) junto con Hody y Kays (2018) atribuyeron la rápida colonización de los coyotes en América del Norte y del Centro a la conversión de hábitats forestales en áreas agrícolas, creando hábitats para el coyote donde antes no había. Lo más probable es que la expansión en la distribución de *C. latrans* se deba a la conjunción de estas dos hipótesis. El aumento exponencial en la distribución del coyote es un fenómeno que se ha registrado en tiempos recientes. Hody y Kays (2018) reportaron que la distribución de *C. latrans* en Estados Unidos ha permanecido igual desde hace 300 años antes de nuestra era hasta 1899, teniendo una expansión progresiva entre 1900 y 2016. Este aumento en la distribución fue atribuido a la colonización de hábitats forestales por parte de los coyotes (Hody y Kays, 2018; Kays, 2018). Cove *et al.* (2012) reportaron la expansión de *C. latrans* a rancherías y hábitats forestales en Costa Rica, proponiendo que la causa de este fenómeno es la formación de pastizales junto con la disminución de jaguares (*Pa. onca*) y pumas (*Pu. concolor*) debido a la caza humana. En México, los depredadores tope de los hábitats donde se encuentra *C. latrans* (ej. *C. lupus*, *U. arctos* y *Pa. onca*) han sido extirpados (Ceballos, 2014; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2016). Dando al coyote la oportunidad de colonizar una mayor porción de territorio debido a la ausencia de competidores o posibles amenazas.

Por otro lado, *C. lupus* sufrió una disminución del rango de distribución al grado de estar extinto dentro del territorio mexicano desde los años 70 (Servin, 1997; SEMARNAT, 2009). Ceballos *et al.* (2016b) propuso que la distribución potencial de *C. lupus baileyi* iba desde Sonora y Tamaulipas al norte hasta Oaxaca al sur, teniendo como barreras geográficas la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental. De este estudio se desprende que la

distribución del lobo gris durante el Pleistoceno se restringió principalmente al Cinturón volcánico trans-mexicano y a la Sierra Madre Oriental, ambas provincias concuerdan geográficamente con la distribución potencial establecida en la literatura. No obstante, existen registros históricos recientes que ubican a *C. lupus* al norte de México (Leopold, 1959; Servin, 1997). Es probable que el rango geográfico del lobo gris durante el Pleistoceno tardío se expandiera hasta las mesetas y cordilleras de Chihuahua-Coahuila, sin embargo, debido a cuestiones tafonómicas o de muestreo la especie no ha sido reportada aún.

Hay un consenso en la causa de la disminución de la distribución geográfica del lobo gris: la actividad humana. Okarma (1993) concluyó que el rango geográfico de *C. lupus* ha variado ampliamente en los últimos miles de años debido a los cambios en los patrones de cacería humana. En México, se considera que el lobo gris se extinguió debido a la caza humana (SEMARNAT, 2009; Ceballos, 2014). Aunque, es posible que la especie ya se encontraba en declive. Como ya se mencionó, la diversidad de grandes herbívoros desde el Pleistoceno hasta la actualidad disminuyó drásticamente con las extinciones de la megafauna (Johnson, 2009). Debido a esto, la dieta del lobo gris en México se restringió principalmente a *Od. virginianus* y *Od. hemionus* (Leopold, 1959; Ceballos, 2014), lo que debió afectar en gran medida el tamaño de sus poblaciones, haciendo que disminuyeran por la ausencia de presas.

### 8.3. Variación morfométrica entre miembros actuales y pleistocénicos

Se observó una disminución del 6% al 17% en la talla de los elementos dentales entre los miembros de *Canis latrans* del Pleistoceno, con respecto a los de la actualidad. Meachen y Samuels (2012) obtuvieron el mismo resultado en la talla de elementos postcraneales (húmero, radio, ulna y tibia). Meachen *et al.* (2014) observaron el mismo resultado en las proporciones de la mandíbula. Aunque en ninguno de estos estudios especificaron el grado porcentual de cambio, los resultados de este trabajo coinciden con lo que se ha reportado anteriormente para la especie. La disminución de la talla de los dientes en mamíferos puede atribuirse a dos factores: (1) el cambio en la temperatura y (2) variaciones en la ecología:

La transición Pleistoceno-Holoceno se caracterizó por el final del último periodo glacial, lo que implicó un aumento en la temperatura global (Kurtén y Anderson, 1980; Adams *et al.*, 1999). Esto es importante dado que algunos animales como el alce (*Alces alces*) (Sand *et al.*, 1995) responden a la regla de Bergmann (1847). Esta regla establece una relación inversa entre la talla de un animal con la temperatura. McNab (1971) y Gohli y Voje (2016) reportaron que en los cánidos la regla de Bergmann (1947) no se presenta. Por su parte, Thurber y Peterson (1991) y Meachen y Samuels (2012) han comprobado que la talla de los coyotes actuales no responde a variaciones de temperatura. Es probable que el cambio de la temperatura no afectará la talla de *C. latrans* en México.

Otro factor que pudiera afectar la talla de *C. latrans* es una alteración en la ecología del organismo. La morfología dental es sensible a la presión selectiva de la dieta (Van Valkenburgh, 1990; Lucas, 2004a; Wang y Tedford, 2008). Destacando el tamaño relativo de los molares, ya que es indicador de la diversidad en la dieta de un cánido (Lucas, 2004b; Wang y Tedford, 2008). En este trabajo se observó que las proporciones del M1 disminuyeron significativamente entre los ejemplares pleistocénicos y actuales: el largo

disminuyó 4%, el ancho del talón 7% y el ancho del trigón 8% aproximadamente. Lucas (2004b) señaló que los molares con proporciones anchas reflejan un menor grado de especialización hacia una dieta carnívora, mientras que molares estrechos implican un mayor grado de especialización. Es posible que esta hipótesis explique el cambio desigual en las proporciones, sugiriendo que la dentición de *C. latrans* estaba más adaptada hacia una dieta omnívora durante el Pleistoceno.

La morfología del par carnasial también sirve como indicador del grado de adaptación al consumo de carne en los carnívoros (Van Valkenburgh, 1990; Sunquist y Sunquist, 2002; Holliday y Stepan, 2004; Wang *et al.*, 2004; Wang y Tedford, 2008). Hay diversas formas de evaluar este grado de adaptación. Holliday y Stepan (2004) establecieron que para que un mamífero fuera considerado hipercarnívoro, la longitud del trigónido del m1 debe sobrepasar el 70% del largo total del diente. Por otra parte, Sunquist y Sunquist (2002) y Wang y Tedford (2008) concuerdan que el par carnasial en los mamíferos con dieta hipercarnívora son alargados y estrechos, a costa de otras piezas dentales. En los resultados presentados arriba no se registraron cambios significativos en la morfología de los carnasiales, pero sí en la morfometría de estos. Esencialmente, los cambios más significativos se observaron en el ancho del P4 (que se redujo aproximadamente 19%), el largo del m1 (disminuyó 5%) y el ancho del trigónido (disminuyó 13%). El ensanchamiento de elementos fósiles es algo que ya se había reportado para la especie. Schimtz y Lavigne (1987) y Meachen y Samuels (2012) observaron rasgos más robustos en el cráneo y mandíbula de los coyotes pleistocénicos con respecto a los actuales. Este hecho puede ser explicado por una adaptación enfocada hacia un mayor consumo de alimento en miembros fósiles con respecto a los actuales. Van Valkenburgh y Hertel (1993) y Meachen y Samuels (2012), analizando el registro fósil de Rancho La Brea, reportaron que *C. latrans* consumía una mayor cantidad de alimento durante el Pleistoceno.

Para el caso de *C. lupus*, en este trabajo se observó que el m1 se redujo aproximadamente 21.0% desde el Pleistoceno hasta la actualidad. Este resultado difiere con lo obtenido por Flower (2016) dado que obtuvo que el tamaño del lobo gris del Pleistoceno británico es menor al tamaño actual. No obstante, los resultados obtenidos coinciden con lo propuesto por Kurten (1968) quien propuso que la talla de los lobos del periodo postglacial europeo es menor a la talla de los lobos del Pleistoceno. Sin embargo, Meachen y Samuels (2012) reportaron que no hay diferencia entre la talla de los miembros del Pleistoceno norteamericano y los lobos actuales. De forma que no hay un consenso en cuanto si hubo o no cambios en la talla de los lobos del Pleistoceno o qué tipo de cambio fue. En este trabajo no hay datos suficientes para responder está interrogante, debido al tamaño de la muestra fósil ( $n < 3$ ).

La disminución en la talla de *C. lupus* reportada en este estudio puede ser atribuida a factores abióticos o ecológicos de la especie. O'Keefe *et al.* (2013) reportaron que la talla del lobo gris se ve influenciada por latitud, la disponibilidad de las presas y el dimorfismo sexual. Jolicoeur (1975), Skeel y Carbyn (1977) y O'Keefe *et al.* (2013) registraron que los miembros norteamericanos de *C. lupus* se ajustan bien a la regla de Bergmann (1847). No obstante, Geist (1987) restringió las condiciones en las que el lobo gris cumple la regla de Bergmann (1847) en América del Norte, siendo válida solo si *C. lupus* habita latitudes mayores a los 65°N. Como los ejemplares revisados en este escrito fueron encontrados en México (cuyo territorio se encuentra en la latitud 32-25° y 18-14°), es posible que la influencia de la latitud en la talla de los elementos dentales sea nula. También se tiene registro de que el lobo gris responde a la regla de Rensch (1950), la cual enuncia que existe un aumento en el dimorfismo sexual conforme aumenta la latitud. Los resultados obtenidos en este trabajo no permitieron evaluar el dimorfismo sexual debido a que el mejor indicador de dimorfismo sexual es el M1 (O'Keefe *et al.*, 2013), cuya muestra fósil fue de  $n=1$ .

Las reducciones más importantes en los elementos dentales de *C. lupus* se observaron en el largo del m1 (16.0%) y el ancho del trigónido del m1 (17.0%). Como se mencionó anteriormente con *C. latrans*, la reducción en la longitud del m1 puede explicarse mediante un cambio en la dieta del lobo desde el Pleistoceno hasta la actualidad.

La disminución en la talla de elementos dentales reportada en este trabajo para ambos cánidos puede ser resultado de la flexibilidad adaptativa observada en los miembros de la familia Canidae (Wang *et al.*, 2004). Desde una perspectiva evolutiva, se hipotetiza que la dentición de los cánidos presenta una flexibilidad adaptativa que le permite situarse entre la hipercarnivoría y la hipocarnivoría (Wang y Tedford, 2008).

#### 8.4. Diferencias en la dieta de los miembros fósiles respecto a la de los actuales

La reducción en la talla de *Canis latrans* y *C. lupus* desde el Pleistoceno hasta la actualidad posiblemente se debió a una variación ecológica que repercutió en su dieta, generando un menor consumo de alimento (ver apartado anterior). Este cambio pudo ocurrir debido a una alteración en la talla de las presas, una disminución en la disponibilidad de éstas o a la alteración en las mecánicas de competición con otros depredadores (Geist, 1987; Schmitz y Lavigne, 1987; Meachen y Samuels, 2012; O'Keefe *et al.*, 2013; Meachen *et al.*, 2014).

Para poder analizar los resultados obtenidos a través de los estimados del tamaño típico de presa (TTP) y el tamaño máximo de presa (TMP) se estableció la fiabilidad de los estimados de MC. A pesar de que las medidas dentales no son las más eficientes al momento de tomar estimados corporales (ya que el mejor elemento es el húmero) (Van Valkenburgh, 1990). De los métodos utilizados para estimar la masa corporal de los miembros fósiles de la especie, el que calificó como el más válido fue el propuesto por Van Valkenburgh (1990). Kays y Wilson (2008) reportaron que la masa corporal del coyote actual va de 7.0 a 20.0 kg. Ceballos (2014) reportó que específicamente en México el rango de masa corporal va de 8.0 a 16.0 kg. Aunque ambos estimados se encuentran dentro de los rangos registrados en la literatura, en este caso el método de Van Valkenburgh (1990) tiene una menor desviación estándar por lo que se considera más preciso.

Para el caso de *C. lupus*, Kays y Wilson (2008), registraron que para América del Norte la masa corporal promedio actual va desde 32.5 hasta 66.0 kg (30.0-80.0 kg en machos, 23.0-55.0 kg en hembras). Por su parte, Ceballos (2014) reportó que en México la masa corporal de la subespecie *C. lupus baileyi* era de 25.0 a 41.0 kg. En este caso, el estimado Legendre y Roth (1989) fue el más acertado, debido a que se encuentra dentro del rango reportado en la literatura para México. Sin embargo, la desviación estándar de la media de MC



obtenida por este método es mayor (casi el doble) que la desviación estándar de la ecuación de Van Valkenburgh (1990), siendo el más preciso este último. Aunque el PMC obtenido por ambas ecuaciones entran en los rangos establecido en la literatura para *C. latrans* y *C. lupus*, la desviación estándar del método de Van Valkenburgh (1990) fue más precisa en ambos casos.

### **Variación en la talla y disponibilidad de presas.**

Durante este estudio se estimó que la media de MC de los miembros de *C. latrans* durante el Pleistoceno fue de  $16.25 \pm 1.31$  kg, demostrando que los coyotes del Pleistoceno fueron más grandes que los coyotes actuales ( $14.8 \pm 1.56$  kg) en México. Al igual que con *C. latrans*, la media de MC de *C. lupus* durante del Pleistoceno ( $30.48 \pm 1.53$  kg) fue mayor a la media de la MC obtenida de los lobos actuales ( $22.21 \pm 2.49$  kg) en México.

Carbone *et al.* (1999) propusieron que los carnívoros cuya masa corporal se encuentra por debajo de los 21.5 kg seleccionan presas que son menores a la mitad del tamaño de su depredador, además de que presentan una dieta omnívora. Se obtuvo que la media actual de MC para *C. latrans* fue de 14.0 kg, por lo que se supone que siguen este comportamiento. Sin embargo, aunque presentan dieta omnívora con variaciones estacionales, se tiene registro de que consumen presas que duplican su tamaño como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006). La MC de *C. latrans* durante el Pleistoceno fue de 16.0 kg, lo que sugiere que podrían seguir el comportamiento propuesto por Carbone *et al.* (1999). No obstante, los miembros actuales no presentan este comportamiento, de forma que es probable que durante el Pleistoceno tampoco lo hicieran.

Gittleman (1985) hipotetizó que la relación entre el tamaño corporal y la talla de la presa posiblemente sea el factor más crítico en mamíferos con hábitos depredadores, debido a

que el tamaño restringe directamente su capacidad de perseguir, acorralar y matar a sus presas. De acuerdo al estimado TMP para *C. latrans* durante el Pleistoceno, el coyote se pudo alimentar de presas cuya masa corporal se encontrarán en un rango de 0.01 a 75.0 kg. Los taxa fósiles cuya masa corporal se encuentra este rango están enlistadas en la Tabla 14. La media de TMP para los miembros actuales fue de 62.0 kg, de forma que el rango de presas potenciales va de 0.01 a 62.0 kg. En este trabajo se registró una disminución de 13.0 kg en el TMP desde el Pleistoceno.

Actualmente la dieta del coyote está compuesta principalmente por roedores de la familia Cricetidae (*Sigmodon mascotensis*, *Osgoodomys banderanus*, *Reithrodontomys fluvecens*, *Baiomys musculus*, *Peromyscus perfulvus*, *Orizomys melanotis*, *Neotoma albigula*) y Heteromyidae (*Heteromys pictus*, *Chaetodipus nelsoni* y *Dipodomys* sp.) entre otros (*Thomomys umbrinus*, *Otospermophilus variegatus*, *Xerospermophilus spilosoma*) (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006; Ceballos, 2014; Grajales-Tam y González-Romero, 2014). El rango de masa corporal de estas especies está entre los 0.01 y 0.81 kg (Kays y Wilson, 2009; Ceballos, 2014). En este trabajo se obtuvo que Rodentia fue el grupo con mayor diversidad de presas potenciales (73 especies) durante el Pleistoceno, con representantes de las familias Sciuridae, Heteromyidae, Geomyidae, Cricetidae, Erethizontidae y Cuniculidae. El rango de masa corporal de estas especies va de 0.01 a 0.5 kg, siendo *Marmota flaviventris* el roedor más grande (1.6 a 5.0 kg) (Kays y Wilson, 2009; Ceballos, 2014). De forma que no se observaron cambios en los componentes principales de la dieta del coyote.

Por otra parte, en la actualidad las presas más grandes que se ha registrado que consume el coyote es *Odocoileus virginianus* y *O. hemionus* (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006; Grajales-Tam y González-Romero, 2014). Cuyo rango de masa corporal va de 27.0 a 140.0 kg (50.0-140.0 kg para *O. virginianus* y 27.0-135.0 kg

para *O. hemionus*). Durante el Pleistoceno, es posible que la familia Antilocapridae (*Antilocapra mexicana*, *Stockoceros conklingi*, *Tetrameryx mooseri*, *T. shuleri* y *T. tacubayensis*) fuera muy importante en la dieta del coyote. La masa corporal de los representantes de esta familia va de 8.0 a 65.0 kg (Evans *et al.*, 2012; Bravo-Cuevas *et al.*, 2013; Ceballos 2014). O´Gara, (1979) y Ceballos (2014) registraron que *C. latrans* es uno de los principales depredadores de *A. americana* en México. Es probable que durante el Pleistoceno el coyote se alimentara del berrendo y especies afines, ya que en la actualidad siguen formando parte de su dieta. *Pecari tajacu*, es otra presa actual de *C. latrans*, cuya MC se encuentra entre los 17.0-30.0 kg (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001., Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006, Ceballos, 2014; Grajales-Tam y Gonzáles-Romero, 2014). En México, se han reportado la presencia de especies afines al pecarí: *Platygonus compressus* y *P. ticuli*. Lambert y Holling (1988) estimaron que la masa corporal de *P. compressus* fue de 75.0 kg. Es posible que *P. compressus* fuera la presa más grande que pudo consumir el coyote durante el Pleistoceno.

Otro factor ecológico que pudo influir en la talla del coyote fue la variación en la diversidad de presas presentes durante el Pleistoceno. Gittleman (1985) concluyó que el tamaño corporal de los carnívoros está relacionado directamente con la diversidad de presas en la dieta. Fuentes y Jaksic (1979) comprobaron que en las áreas donde los cánidos *Lycalopex culpaeus* y *L. griseus* son simpátricos difieren en tamaño, *L. culpaeus* es más grande debido a que se alimenta de una mayor variedad de roedores (alrededor de siete especies en comparación de las dos de *L. griseus*). En este estudio se obtuvo algo similar, mientras que en la actualidad se tiene registro de 20 especies depredadas por *C. latrans* (principalmente roedores) (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2006; Ceballos, 2014; Grajales-Tam y Gonzáles-Romero, 2014). Este estudio registro un mayor número de presas potenciales grandes durante el Pleistoceno (Apéndice 2, Tabla 18). Es probable que

*C. latrans* se alimentara de una mayor diversidad de presas grandes, principalmente de las familias Antilocapridae y Tayassuidae.

**Tabla 14. Cuadro comparativo de la diversidad de presas de *Canis latrans* entre el Pleistoceno y la actualidad.** Se contabiliza el número de especies que entran en el rango de presas potenciales por familia durante el Pleistoceno y el número de presas registradas actualmente por familia en México.

Familia	Presas potenciales durante el Pleistoceno.	Presas potenciales extintas.	Presas registradas actualmente.
Leporidae	7	2	2
Dasyopodidae	2	0	1
Sciuridae	7	0	2
Heteromyidae	7	0	3
Geomyidae	6	1	1
Cricetidae	41	7	7
Canidae	3	2	1
Procyonidae	5	1	1
Tayassuidae	3	2	1
Antilocapridae	6	5	1
<b>Total</b>	88	21	20

Al igual que con el coyote, los factores ecológicos que pudieron afectar la talla del lobo gris son la talla y la diversidad de presas. En la actualidad, Leopold (1959) y Ceballos (2014) reportaron que la dieta de *C. lupus baileyi* consta principalmente de grandes ungulados (*O. virginianus* y *O. hemionus*), aunque puede alimentarse de otras presas más pequeñas (*A. americana*, *P. tajacu*, *Ovis canadensis*, *Sylvilagus* spp.). El intervalo de MC de las presas actuales del lobo gris va desde 0.01 a 135.13 kg. El intervalo de MC de las presas fósiles de *C. lupus* va de 0.01 a 242.9 kg, registrando en los resultados una disminución de 105.0 kg. Durante el Pleistoceno de México se observó que el orden Rodentia tuvo la mayor diversidad (Apéndice 2, Tabla 19). Sin embargo, es posible que no fueran un componente importante en la dieta del lobo, debido a las tendencias actuales de la especie.

En el Pleistoceno de México, la familia Tayassuidae destaca con presas potenciales como *P. compressus* y *P. ticuli* con un peso aproximado de 75.0 kg, más del doble del peso

máximo de *P. tajacu* (15.0-30.0 kg) (Lambert y Holling, 1998; Ceballos, 2014). En la familia Antilocapridae, se estima que *T. shuleri* tuvo 65.0 kg, una masa corporal mayor a la que tiene *A. americana* en México (Evans *et al.*, 2012; Ceballos, 2014). Por último, el bóvido *Oreamnos harringtoni* superó con 150.0 kg a *Ovis canadensis* que pesa 60.0-80.0 kg (Kropf *et al.*, 2007; Ceballos, 2014). La disminución en el tamaño de las presas puede explicar la disminución de la talla del lobo.

Actualmente se tiene registro de 14 presas para el lobo gris (Leopold, 1959; Ceballos, 2014). Durante este estudio se reportaron 14 presas potenciales para el lobo gris (sin considerar a los roedores). Aunque no hay una diferencia en la diversidad total de presas, se registró un recambio en la proporción de las presas potenciales por familia (Tabla 17). La extinción de herbívoros a finales del Pleistoceno (*P. compressus*, *P. ticuli*, *O. lucasi*, *C. mexicana*, *S. conklingi*, *T. shuleri* y *O. harringtoni*) posiblemente afectó la talla del lobo, debido a que estas especies tuvieron una MC mayor a los representantes que persisten actualmente. Dejando únicamente una amplia diversidad de presas pequeñas (miembros del género *Sylvilagus*) y una menor diversidad de presas grandes, restringiendo la dieta actual a *A. americana*, *O. canadensis*, *O. virginianus* y *O. hemionus*.

**Tabla 15. Cuadro comparativo de la diversidad de presas de *Canis lupus* entre el Pleistoceno y la actualidad.** Se contabiliza el número de especies que entran en el rango de presas potenciales por familia durante el Pleistoceno y el número de presas registradas actualmente por familia en México. En la familia Leporidae solo se tomaron en cuenta los miembros del género *Sylvilagus*.

Familia	Presas potenciales durante el Pleistoceno.	Presas potenciales extintas.	Presas registradas actualmente.
Leporidae/ <i>Sylvilagus</i>	4	1	9
Tayassuidae	2	2	1
Cervidae	3	1	2
Antilocapridae	4	3	1
Bovidae	1	1	1
<b>Total</b>	14	8	14

## Competición con otros depredadores

Meachen y Samuels (2012) propusieron que la reducción de la talla en *C. latrans* desde el Pleistoceno hasta la actualidad se debió a las interacciones de competición con otros depredadores. Arjo y Pletscher (1999) registraron que con la reintroducción de manadas de lobos en Montana alrededor de 1995, las agrupaciones de coyotes formando manadas de tres o más individuos aumentó 33.0%. Arjo y Pletscher (1999) hipotetizaron que el aumento en los miembros que conformaban las manadas en los coyotes fue una respuesta defensiva contra los lobos. De acuerdo con Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010) y Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017) durante el Pleistoceno *C. latrans* compartió territorio con otros depredadores de mayor talla: los cánidos '*C. dirus*' (CeP, SMOr, TMVB, YLP) y *C. lupus* (SMOr, TMVB); los félidos *Panthera onca* (CH-CO, CeP, SMOr, TMVB, YPL), *P. atrox* (CeP, SMOr, TMVB), *Puma concolor* (CH-CO, SMOr, YPL), *Smilodon fatalis* (CeP, SMOr, TMVB) y *S. gracilis* (TMVB, YPL); y los úrsidos *Ursus americanus* (CH-CO, SMOr, TMVB), *Arctodus pristinus* (CeP, TMVB) y *A. simus* (CeP, TMVB). Es probable que las poblaciones de *C. latrans* siguieran el comportamiento reportado por Arjo y Pletscher (1999) y formaran manadas. Se tiene documentado que conforme aumenta el tamaño de la manada en los coyotes éstos tienden a alimentarse de ungulados (Bekoff, 1977; Gese *et al.*, 1988). Con la extinción de grandes depredadores como '*C. dirus*', *S. fatalis*, *S. gracilis*, *A. pristinus* y *A. simus* (Kurtén y Anderson, 1980; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017) y la extirpación de grandes carnívoros (e.j. *U. arctos*, *C. lupus*, *P. concolor*) de sus hábitats, los coyotes perdieron competidores directos (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Kays, 2018). Al no tener competidores directos, es probable que la tendencia de formar manadas disminuyera, optando por un comportamiento solitario (Bekoff, 1977; Ceballos, 2014).

## 9. CONCLUSIÓN

Se corroboró la identificación de 42 ejemplares fósiles depositados en la Colección Paleontológica del INAH y la Colección de Tipos del Instituto de Geología, UNAM. Se registraron 14 localidades fósiles para *C. latrans*, de las cuales tres (Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí; Tequesquinahua, Estado de México y Cueva Monteflor, Oaxaca) representan nuevos registros para México. Por otra parte, se reportaron ocho registros fósiles de *C. lupus* en México, de los cuales solo una (Mina de arena San Vicente, Estado de México) fue un nuevo registro para el país. Con los nuevos registros fósiles del coyote la distribución geográfica durante el Pleistoceno resultó ser más amplia que lo que se había reportado en la literatura, expandiendo su distribución durante el Pleistoceno hasta Yucatán. En comparación con la distribución actual se ha observado un aumento en el rango geográfico de la especie. En el caso del lobo gris se documentó la disminución del rango geográfico al grado que se considera extinto de manera silvestre en México.

En cuanto a la talla, se corroboró lo reportado con otras áreas de América del Norte. Se encontró una disminución significativa en la talla de los dientes de *C. latrans* y *C. lupus*. Obteniendo un estrechamiento en el par carnasial y el M1 de ambos cánidos. Estos cambios posiblemente sean un reflejo de una modificación en la dieta de estos mamíferos. Con base en los estimados obtenidos mediante la ecuación de Van Valkenburgh (1990), se obtuvo una reducción en el promedio de masa corporal, el tamaño típico de presa y el tamaño máximo de presa desde el Pleistoceno hasta la actualidad. Para *C. latrans* no se encontraron diferencias importantes en el componente principal de la dieta (roedores), aunque, si hubo una disminución en la diversidad de presas grandes. Se registró mayor diversidad de presas grandes en las familias Antilocapridae y Tayassuidae durante el Pleistoceno. También se registró una disminución de otros competidores, lo que convirtió al coyote en un depredador tope en los ecosistemas que habita actualmente.

Con *C. lupus* las causas de la reducción en la talla posiblemente fueron la disminución en la talla de las presas y la reducción en la diversidad de las presas. De las 14 presas potenciales del lobo durante el Pleistoceno se reportó la extinción de la mayoría de ellas a finales de este periodo. La extinción de presas grandes (siete especies en total), disminuyó la diversidad de grandes herbívoros de las cuales se pudo alimentar *C. lupus*.

## REFERENCIAS

- Adams, J., Maslin, M., Thomas, E. 1999. Sudden climate transitions during the Quaternary. *Physical Geographic* 23(1): 1-36.
- Álvarez, T. 1969. Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente). Kansas: University of Kansas. Museum of Natural History. *Miscellaneous Publications* 51: 93-112.
- Álvarez, T. 1982. Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de la Gruta de Loltún, Yucatán. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. Departamento de Prehistoria. *Cuaderno de Trabajo* 26: 7-35.
- Anderson, K. 2004. Predicting carnivoran body mass from a weight-bearing joint. *Journal of Zoology* 262(2): 161-172.
- Anygone, W., Roman, C. 2006. New body mass estimates for *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(1): 209-212.
- Arjo, W., Pletscher, D. 1999. Behavioral responses of coyotes to wolf recolonization in northwestern Montana. *Canadian Journal of Zoology* 77(12): 1919-1927.
- Arroyo-Cabrales, J., Carranza, O. 2009. Los cánidos prehistóricos de mexicanos antes de la llegada del perro. *Archaeobios* 1(3): 34-45.



- Aviña, C. 1969. Nota sobre carnívoros fósiles del Pleistoceno de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Departamento de Prehistoria. *Paleoecología* 5: 1-20.
  - Baker, R. H. 1956. Mammals of Coahuila, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 9: 125-335
  - Barrios-Rivera, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México. México.
  - Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. *Mammalian Species* 79: 1-9.
  - Berger, K., Gese, E. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes?. *Journal of Animal Ecology* 76: 1075-1085.
  - Bever, G. 2005. Morphometric variation in the cranium, mandible, and dentition of *Canis latrans* and *Canis lepophagus* (Carnivora: Canidae) and its implications for the identifications of isolated fossil specimens. *The Southwestern Naturalist* 50(1): 42-56.
  - Boitani, L. 2003. Wolf conservation and recovery. In *Wolves: behavior, ecology, and conservation* (L. D. Mech and L. Boitani, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 317-340.
  - Boitani, L., Phillips, M., Jhala, Y. 2018. *Canis lupus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2018: e.T3746A119623865. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20182.RLTS.T3746A119623865.en>.
- Downloaded on 30 May 2019.
- Bravo-Cuevas, V., Jiménez-Hidalgo, E., Cabral-Perdomo, M., Priego-Vargas, J. 2013. Taxonomy and notes on the paleobiology of the late Pleistocene

(Rancholabrean) antilocaprids (Mammalia, Artiodactyla, Antilocapridae) from the state of Hidalgo, central México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30(3): 601-613.

- Carbone, C., Mace, G., Roberts, S., Macdonald, D. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.
- Carranza-Castañeda, Ó. 2006. Late Tertiary fossil localities in Central Mexico, Between 19°–23°: 45-60. En Carranza-Castañeda, Ó., Lindsay, E., eds. *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Instituto de Geología y Centro de Geociencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Publicación Especial 4.
- Ceballos, G. 2014. *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, U.S.A: 974.
- Ceballos, G., Blanco, S., González, C., Martínez, E. 2006a. *Canis latrans* (Coyote) delimitada, con base al Atlas Mastozoológico de México. *Distribución Potencial*, escala 1:1000000. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ceballos, G., Blanco, S., González, C., Martínez, E. 2006b. *Canis lupus* (Lobo gris mexicano) delimitada, con base al Atlas Mastozoológico de México. *Distribución Potencial*, escala 1:1000000. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cervantes, R. 2015. *Especies del Orden Carnivora del Rancholabreano de dos localidades del centro-occidente de México* (Tesis de licenciatura). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Christiansen, P., Harris, M. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266(3): 369-384.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2017. Programa de acción para la conservación de la especie *Canis lupus baileyi*. SEMARNAT.
- Cove, M., Pardo, V., Spínola, R., Jackson, V., Sáenz, J. 2012. Coyote *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) Range extension in northeastern Costa Rica: Possible explanations and consequences. *Latin American Journal of Conservation* 3: 82–86.
- Dale, R. 2003. Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature* 426(6963): 169-171.
- De Paula-Couto, C. 1979. Capítulo II: Sistema dentário. En: Tratado de Paleomastozoología.
- Dundas, R. 1999. Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America. *Boreas* 28(3): 375-385.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: The case of North American Hyaenodontids. *Paleontology* 44(3): 497-528.
- Eisenberg, J. 1989. Mammals of the Neotropics: Panama, Columbia, Venezuela, Guayana, Suriname, French Guiana. Volume 1. The University of Chicago Press.
- Eisenberg, J. 2000. Mammals of the Neotropics, Volume 3: Ecuador, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press: 519.
- Evans, A., Jones, D., Boyer, A., Brown, J., Costa, D., Morgan, K., Fitzgerald, E., Fortelius, M., Gittleman, J., Hamilton, M., Harding, L., Lintulaasko, K., Lyons, S., Okie, J., Saarinen, J., Sibly, R., Smith, F., Stephens, P., Theodor, J., Uhen, M. 2012. The maximum ratio of mammal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(11): 4187-4190.

- Feldhamer, G., Thompson, B., Chapman, J. 2003. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. JHU Press. London, UK: 482-510.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruíz-González, J., Polaco, O., Johnson, E. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217(1-2): 53-104.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Ruiz-González, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., de Anda-Hurtado, P., Polaco, O. 2017. Quaternary mammals, people, and climate change: a view from southern North America, en Monks, G.(ed.) *Climate Change and Human Responses, A Zooarchaeological Perspective*. Países Bajos. Springer: 27-67.
- Flower, L. 2016. New body mass estimates of British Pleistocene wolves: Palaeoenvironmental implications and competitive interactions. *Quaternary Science Reviews* 149: 230-247.
- Franzen, J. 1994. Eine Rancho-Labrea Fauna aus Nordost-Mexiko (Bundesstaat Nuevo Leon). *Nature und Museum* 124: 241-272.
- Freudenberg, W. 1910. Die Säugetierfauna des pliocäns und postpliocän von Mexiko. I. Carnivoren. *Geologische und Palaentologische abhandlungen* 3: 195-230.
- Fuentes, E., Jacksic, F. 1979. Latitudinal size variation of Chilean foxes: tests of alternative hypotheses. *Ecology* 60(1): 43-47

- Garcia-Moreno, J., Matocq, M., Roy, M., Geffen, E., Wayne, R. 1996. Relationships and genetic purity of the endangered Mexican wolf based on analysis of microsatellite loci. *Conservation Biology* 10: 376-389.
- Geist, V. 1987. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology* 65(4):1035-1038
- Gese, E., Rongstad, O., Mytton, W. 1988. Relationship between coyote group-size and diet in Southeastern Colorado. *Journal of Wild Manage* 52(4): 647-653.
- Gese, E., Ruff, R., Crabtree, R. 1996. Foraging ecology of coyotes (*Canis latrans*): the influence of extrinsic factors and a dominance hierarchy. *Canadian Journal of Zoology* 74(5): 769-783.
- Gisburne, T., Feldhamer, G. 2005. Dental anomalies in grey fox *Urocyon cinereoargenteus* and red fox *Vulpes vulpes*. *Acta Theriologica* 50: 515-520.
- Gittleman, J. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Ghizzoni, M. 2014. Estimación de la masa corporal de un ejemplar del cuaternario del caprincho extinto *Nechoerus* a través de medidas craneo-dentales. *Revista Brasileira de Paleontología* 17(1): 83-90.
- Gohli, J., Voje, K. 2016. An interspecific assessment of Bergmann's rule in 22 mammalian families. *BMC Evolutionary Biology* 16(1): 1-12.
- Grajales-Tam, K., González-Romero, A. 2014. Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 553-564.
- Haynes, G. 2009. Introduction to the Volume. In: *American Megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Springer Publishing: 1-20.

- Hernández-Jasso, R., 2017. Biocronología y paleobiogeografía de mamíferos del Cenozoico tardío de Norteamérica meridional: un enfoque espacio-temporal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 19(2): 141-175.
- Hernandez, L., Delibes, M. 1994. Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolsón de Mapimí, Southern Chihuahua Desert, México. *Säugetierkunde* 59: 82-86.
- Hibbard, C. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology 12(5): 47-96.
- Hidalgo-Mihart, M., Cantú-Salazar, L., López-González, C., Martínez-Gutiérrez, E., González-Romero, A. 2001. Coyote (*Canis latrans*) Food Habits in a Tropical Deciduous Forest of Western Mexico. *The American Midland Naturalist*. 146(1): 210-216.
- Hidalgo-Mihart, M., Cantú-Salazar, L., López-González, C., Martínez-Gutiérrez, E., Fernández, E., González-Romero, A. 2001. Coyote habitat use in a tropical deciduous forest of Western Mexico. *Journal of Wildlife Management* 70(1): 216-221.
- Hidalgo-Mihart, M., Contreras-Moreno, F., Pérez-Solano, L., Hernández-Lara, C. 2013. Primeros registros de coyote (*Canis latrans*) en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(3): 1012-1017.
- Hody, J., Kays, R. 2018. Mapping the expansion of the coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys* 759: 81-97.

- Holliday, J., Stepan, S. 2004. Evolution of hypercarnivory: the effects of the specialization on morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* 30(1): 108-128.
- Janis, C. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids: 255-300. In *Body Size in Mammalian Paleobiology*, J. Damuth and B. McFadden (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Jiménez-Moreno, F. 2017. Propuesta de conservación del sitio Ramsar-Valsequillo a partir del estudio de la megafauna del Pleistoceno (Tesis de Maestría). Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Johnson, C. 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of Royal Society B* 276: 2509-2519.
- Jolicoeur, P. 1975. Sexual dimorphism and geographical distance as factors of skull variation in the wolf *Canis lupus*: 54-61. In: *The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Kays, R. 2018. *Canis latrans*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T3745A10389336. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T3745A10389336.en>. Downloaded on 30 May 2019.
- Kays, R., Wilson, D. 2009. *Mammals of North America*. Second Edition. Princeton University Press. New Jersey: 248.
- Koblmüller, S., Vilá, C., Lorente-Galdos, B., Dabad, M., Ramírez, O., Marques-Bonet, T., Wayne, R., Leonard, J. 2016. Whole mitochondrial genomes illuminate ancient intercontinental dispersals of gray wolves (*Canis lupus*). *Journal of Biogeography* 43(9): 1728-1738.

- Kropf, M., Mead, J., Anderson, R. 2007. Dung, diet, and the paleoenvironment of the extinct shrew-ox (*Euceratherium collinum*) on the Colorado Plateau, USA. *Quaternary Research* 67: 143-151.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London: 317.
- Kurtén, B. 1967. Prariewolf und sabelzahn tiger aus dem Pleistozän des Valsequillo, Mexiko. *Quartar* 18: 173-178.
- Kurtén, B. 1974. A history of coyote-like dogs (Canidae, Mammalia). *Acta Zoologica Fennica* 140: 38.
- Kurtén, N., Anderson E. 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press. New York.
- Lambert, W., Holling, C. 1998. Causes of Ecosystem Transformation at the end of Pleistocene: Evidence from Mammal Body-Mass Distribution. *Ecosystems*: 157-175.
- Legendre, S. y Roth, C. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology* 1: 85-98.
- Leonard, J., Vilá, C., Fox-Dobbs, K., Koch, P., Wayne, R., Van Valkenburgh, B. 2007. Megafaunal Extinctions and the Disappearance of a Specialized Wolf Ecomorph. *Current Biology* 17: 1146-1150.
- Leopold, A. 1959. *Wildlife of Mexico: The game birds and mammals*. University of California Press, Berkeley, California: 399-405.
- Lorenzo, L., Mirambell, L. 1981. El Cedral, S.L.P., México: Un sitio con presencia humana de más de 30,000 años. En: X Congreso Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas. México, D. F. Comisión XII: El



poblamiento de América, Coloquio: Evidencia arqueológica de ocupación humana en América anterior a 11,500 años: 112-124.

- Lucas, P. 2004a. Chapter 4: Tooth Shape. In: Dental Functional Morphology. How teeth work. Cambridge University Press: 87-132.
- Lucas, P. 2004b. Chapter 5: Tooth Size. In: Dental Functional Morphology. How teeth work. Cambridge University Press: 133-180.
- Lucas, S. 2008. Late Cenozoic mammals from the Chapala Rift Basin, Jalisco, Mexico: 39. In S. G. Lucas, G. S. Morgan, J. A. Spielmann, & D. R. Prothero (Eds.), Neogene mammals. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 44.
- Lucenti, S., Rook, L. 2020. "*Canis*" *ferox* Revisited: Diet Ecomorphology of Some Long Gone (Late Miocene and Pliocene) Fossil Dogs. Journal of Mammalian Evolution. <https://doi.org/10.1007/s10914-020-09500-1>.
- MacNulty, D., Smith L., Mech, D., Eberly, L. 2009. Body size and predatory performance in wolves: is bigger better? Journal of Animal Ecology 78: 532-539.
- Martin, R. 1990. Estimating body mass and correlated variables in extinct mammals: travels in the fourth dimension. In: Damuth, J. and Mac Fadden, B. J. (eds.), Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- McDonald, H. 2005. Paleoecology of the extinct Xenarthrans and the great American biotic interchange. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 45(4): 313-333.
- McNab, B. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology 52(5): 845-854.

- Meachen, J., Samuels, J. 2012 Evolution in coyotes (*Canis latrans*) in response to the megafaunal extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 109: 4191-4196.
- Meachen, J., Janowickz, A., Avery, J., Sadleir, R. 2014. Ecological changes in Coyotes (*Canis latrans*) in Response for Ice Age Megafaunal Extinctions. PLoS ONE 9(12): 1-15.
- Merkle, J., Krausman, P., Stark, D., Oakleaf, J., Ballard, W. 2009. Summer Dieta of the Mexican Gray Wolf (*Canis lupus baileyi*). The Southwestern Naturalist 54(4): 480-485.
- Miller, E., Carranza-Castañeda, O. 1998. Late Tertiary canids from central Mexico. Journal of Paleontology 72: 546-556.
- Monge, J., Morera, B. 1987. Why is the coyote (*Canis latrans*) expanding its range? A critique of the deforestation hypothesis. Revista de Biología Tropical 35: 169-171.
- Montellano-Ballesteros, M. 1997. New vertebrate locality of late Hemphillian age in Teocaltiche. Jalisco, Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 14(1): 84-90.
- Mooser, O., Dalquest, W. 1975. Pleistocene Mammals from Aguascalientes, Central México. Journal of Mammalogy 56(4): 781-820.
- Mech, D. 1974. *Canis lupus*. Mammalian species 37: 1-6.
- Méndez, P., Moreno, R. 2014. Mammalia, Carnivora, Canidae, *Canis latrans* (Say, 1823): Actual distribution in Panama. CheckList 10(2): 376-379.
- Messing, H. 1986. A Late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. The Southwestern Naturalist 31: 277-288.

- Nanova, O. 2011. Analysis of variation in the upper cheek tooth row by the method of geometric morphometrics in three canid species, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, and *Vulpes corsac* (Mammalia, Canidae). Bjulleten' Moskovskogo Obscestva Ispytatelej Prirody / Otdel biologiceskij 116: 3-15.
- Nowak, R. 1979. North American Quaternary *Canis*. Monograph of the Museum of Natural History. The University of Kansas. Lawrence, Kansas. U. S. A. Number 6: 1-154.
- O'Gara, B. 1978. *Antilocapra americana*. Mammalian Species 90: 1-7.
- Okarma, H. 1993. Status and management of the wolf in Poland. Biological Conservation 66(3): 153-158.
- O'Keefe, R., Meachen, J., Fet, E., Brannick, A. 2013. Ecological determinants of clinal morphological variation in the cranium of the North American gray wolf. Journal of Mammalogy 94(6): 1223-1236.
- Pavlinov, J. 1975. Tooth anomalies in some Canidae. Acta Theriologica 20(33): 507-519.
- Parker, G. 1995. Colonization: 16-35. In: Eastern coyote: the story of its success. Nimbus Publishing, Halifax.
- Perri, A., Mitchell, K., Mouton, A., Álvarez-Carretero, S., Hulme-Beaman, A., Haile, J., Jamieson, A., Meachen, J., Lin, A., Schubert, B., Ameen, C., Antipina, E., Bover, P., Brace, S., Carmagnini, A., Carøe, C., Samaniego, J., Chatters, J., Dobney, K., dos Reis, M., Evin, A., Gaubert, P., Gopalakrishnan, S., Gower, G., Heiniger, H., Helgen, K., Kapp, J., Kosintev, P., Linderholm, A., Ozga, A., Presslee, S., Salis, A., Saremi, N., Shew, C., Skerry, K., Taranenko, D., Thompson, M., Sablin, M., Kuzmin, Y., Collins, M., Sinding, M., Thomas, M., Gilbert, P., Stone, A., Shapiro, B., Van Valkenburgh, C., Wayne, R., Larson, G.,

Cooper, A., Frantz, L. 2021. Dire wolves were the last of an ancient New World canid lineage. Nature Online: 1-9.

- Pichardo, M. 1997. Valsequillo biostratigraphy: New evidence for Pre-Clovis date. Anthropologischer Anzeiger, Jahrg 3(55): 233–246.
- Polaco, O., Buitrón L. 1997. Mamíferos pleistocénicos de la cueva La Presita, San Luis Potosí, México. En: Arroyo-Cabrales, J., Polaco, J. (eds.) Homenaje al Profesor Ticúl Álvarez. Colección Científica del INAH, México.
- Prevosti, F., Forasiepi, A. 2018. Evolution of South American Mammalian Predator During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies. Springer. 1-196.
- Prevosti, F. y Vizcaíno, S. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 5: 407-422.
- Rodríguez-Calderón, Y., Contreras-Moreno, F., Segura-Bertolini, E., Bautista-Ramírez, P., Jesús-Espinosa, D. 2018. Análisis del conflicto entre la fauna silvestre y productores rurales en dos comunidades de Balancán, Tabasco, México. AgroProductividad 11(6): 51-59.
- Ruiz-Ramoni, D., Montellano-Ballesteros, M. 2019. Taxonomía y biogeografía del extinto lobo gigante, *Canis dirus* Leidy, 1858, en México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 71(1): 21-37.
- Ruiz-Ramoni, D., Montellano-Ballesteros, M., Arroyo-Cabrales, J., Caso, A., Carvajal-Villarreal, S. 2020. The large jaguar that lived in the past of México: a forgotten fossil. Therya 11(1): 33-40.
- Ruiz-Ramoni, D., Prevosti, F., Bartolini, S., Motellano-Ballesteros, M., Carreño, A. 2020. The Pliocene canid, *Cerdocyon avius*, was not the type of fox that we

thought. Journal of Vertebrate Paleontology.

<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1774889>.

- Sand, H., Cederlund, G., Danell, K. 1995. Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecología* 102(4): 433-442.
- Schmitz, O., Lavigne, D. 1987. Factors affecting body size in sympatric Ontario *Canis*. *J Mammal* 68: 92-99.
- Schultz, C., Howard, E. 1935. The fauna of Burnet Cave, Guadalupe Mountains, New Mexico. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 87: 273-298.
- Selvan, K., Veeraswami, G., Hussain, S. 2013. Dietary preference of the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). *Mammalian Biology* 78(6): 486-489.
- SEMARNAT. 2009. Programa de Acción para la Conservación de la Especie: Lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*): 1-50.
- Servin, J. 1997. El periodo de apareamiento, nacimiento y crecimiento del lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*). *Acta zoológica mexicana* 71: 45-56.
- Severtsov, A., Kormylitsin, A., Severtsova, E., Yatsuk, I. 2015. Functional differentiation of teeth in the wolf (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora). *Biology Bulletin* 43(9): 1271-1280.
- Sinclair, W. 1904. The exploration of the Potter Creek Cave. *American Archaeology and Ethnology. University of California Publications* 2(1): 1-26
- Skeel, M., Carbyn, L. 1977. The morphological relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in national parks of central Canada. *Canadian Journal of Zoology* 55: 737-747.
- Sunquist, M., Sunquist, F. 2012. *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press: 1-5.

- Sosa-Escalante, J., Hernández, S., Segovia, A., Sánchez-Cordero, A. 1997. First Record of the coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae), in the Yucatan Peninsula, México. *The Southwestern Naturalist* 42: 494-495.
- Szuma, E. 2000. Variation and correlation in the dentition of the red fox from Poland. *Annales Zoologici Fennici* 37(2): 113-137.
- Szuma, E. 2011. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Annales Zoologici Fennici* 48(4): 191-213.
- Tedford, R., Taylor, B., Wang, X. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): The Living Taxa. *American Museum Novitates*. Number 3146: 1-37.
- Tedford, R., Wang, X., Taylor, B. 2009. Phylogenetic Systematics of the North American Fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Number 325: 1-218.
- Thurber, J., Peterson, R. 1991. Mammalogists Changes in Body Size Associated with Range Expansion in the Coyote (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* 72(4): 750-755.
- Torres-Martínez, J. 1995. Fauna local Mina de San Antonio, Pleistoceno tardío de San Luis Potosí, y su significación geológica-paleontológica (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores: 181-205. En: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (Damuth, J. y MacFadden, B., Eds.). Cambridge University Press, Inglaterra.
- Van Valkenburgh, B., Hertel, F. 1993. Tough Times at La Brea: Tooth Breakage in Large Carnivores of the Late Pleistocene. *Science* 261: 456-459.

- Van Valkenburgh, B., Hertel, F. 1998. The Decline of North American Predator during the Late Pleistocene. *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere* 27: 357-374.
- Van Valkenburgh, B. 2008. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and Recent carnivorans. *Biological Journal of the Linnean Society*. 96(1): 68-91.
- Wang, X., Tedford, R. 2008. *Dogs: Their fossil relatives and evolutionary history*. Columbia University Press: 23-68.
- Wang, X., Tedford, R., Van Valkenburgh, B., Wayne, R. 2004. Chapter 2: Ancestry; Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae: 39-44. En: *Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press.
- Wayne, R., Lehman, N., Allard, M., Honeycutt, R. 1992. Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation. *Conservation Biology* 6: 559–569.
- Woodburne, M., Cione, A., Tonni, E. 2006. Central American provincialism and the great American biotic interchange. *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange* 4: 73-101.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okrinová, I., Pavelková, V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): Combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoological Scripta* 00: 1-17.

## Apéndice 1

### Tamaño TTP y TMP de miembros actuales de *Canis latrans* y *C. lupus* en México

Tabla 16. Tamaño TTP y TMP de miembros actuales de *Canis latrans*. El TTP y TMP están expresados en kilogramos (kg). Los valores obtenidos con la MC según Legendre y Roth (1988) están separados de aquellos donde se utilizó la MC según Van Valkenburgh (1990).

Ejemplar	Legendre y Roth (1988)		Van Valkenburgh (1990)	
	TTP	TMP	TTP	TMP
CNMA 48629	4.97	61.13	4.66	57.57
CNMA 48629	3.09	38.9	4.42	54.68
CNMA 35161	8.18	98.38	8.04	96.85
CNMA 38218	10.21	121.59	5.74	70.2
CNMA 38218	10.71	127.2	7.68	92.66
CNMA 38219	6.93	84.01	5.64	69.08
CNMA 38219	7.06	85.48	6.88	83.4
CNMA 38220	4.81	59.3	5.64	69.08
CNMA 38220	5.23	64.28	6.04	73.64
CNMA 14531	3.38	42.33	4.26	52.81
CNMA 14531	5.32	65.3	5.36	65.79
CNMA 32539	5.41	66.31	5.74	70.2
CNMA 32539	3.7	46.24	4.83	59.55
CNMA 1240	3.17	39.86	4.34	53.74
CNMA 1240	8	96.28	7.8	94.04
CNMA 1241	8.2	98.67	7.1	85.98
CNMA 1241	4.58	56.6	4.58	56.59
CNMA 1243	5.71	69.89	5.64	69.08
CNMA 1243	1.96	25.18	3.14	39.46
CNMA 2602	1.93	24.83	3.08	38.72
CNMA 2602	5.3	65.09	4.66	57.57
CNMA 5257	5.14	63.22	5.36	65.79
CNMA 5257	3.6	45.02	3.81	47.48
CNMA 2266	3.45	43.2	3.26	40.98
CNMA 2266	4.14	51.38	4.83	59.55
CNMA 13412	5.23	54.28	6.04	73.64
CNMA 13412	3.7	46.15	4.58	56.59
CNMA 26365	3.46	43.31	4.18	51.9
CNMA 26365	3.7	46.15	4.58	56.59
CNMA 26366	4.99	61.43	4.18	51.9
CNMA 26366	5.24	64.34	5.94	72.48
CNMA 26367	3.99	49.63	6.34	77.2
CNMA 26367	4.07	50.57	4.83	59.55
CNMA 26368	3.94	49.02	4.5	55.63
CNMA 26368	3.93	48.87	4.75	58.55
CNMA 12191	3.43	49.99	4.5	55.63
CNMA 12191	3.38	42.42	4.83	59.55
CNMA 16511	3.41	42.75	4.5	55.63
CNMA 16511	3.41	42.75	4.11	50.99



<b>CNMA 2601</b>	5.27	64.75	4.11	50.99
<b>CNMA 2601</b>	4.75	58.6	5.55	67.97
<b>CNMA 14815</b>	3	37.76	5.55	67.97
<b>CNMA 14815</b>	3.2	40.19	3.81	47.48
<b>CNMA 8927</b>	3.6	45	3.96	49.22
<b>CNMA 8927</b>	3.61	45.1	4.42	54.68
<b>CNMA 29793</b>	3.77	47.04	4.66	57.57
<b>CNMA 29793</b>	3.75	46.74	4.26	52.81
<b>CNMA 9139</b>	4.58	56.62	4.66	57.57
<b>CNMA 9139</b>	5.27	64.75	5.55	67.97
<b>Media</b>	4.69 ± 1.83	57.68 ± 21.43	5.05 ± 1.12	62.05 ± 13.15

**Tabla 17. Tamaño TTP y TMP de miembros actuales de *Canis lupus*.** El TTP y TMP están expresados en kilogramos (kg). Los valores obtenidos con la MC según Legendre y Roth (1988) están separados de aquellos donde se utilizó la MC según Van Valkenburgh (1990).

Ejemplar	Legendre y Roth (1988)		Van Valkenburgh (1990)	
	TTP	TMP	TTP	TMP
<b>CNMA 1246</b>	22.53	258.66	13.62	160.04
<b>CNMA 1246</b>	21.41	246.34	13.62	160.04
<b>CNMA 1245</b>	19	219.82	11.58	137.07
<b>CNMA 1245</b>	17.95	208.26	11.1	131.71
<b>CNMA 1248</b>	17.77	206.22	10.95	129.96
<b>CNMA 1248</b>	18.61	215.58	11.26	133.48
<b>CNMA 24555</b>	41.44	462.66	19.85	229.22
<b>CNMA 24555</b>	37.84	424.24	19.85	229.22
<b>CNMA 9142</b>	22.44	257.65	13.09	154.06
<b>CNMA 9142</b>	20.2	233.07	11.74	138.89
<b>CNMA 5256</b>	26.31	299.9	15.71	183.38
<b>CNMA 5255</b>	17.13	199.14	10.8	128.22
<b>CNMA 5255</b>	21.24	244.5	12.57	148.24
<b>CNMA 44496</b>	22.66	260.14	12.4	146.33
<b>CNMA 44497</b>	14.2	166.51	10.05	119.79
<b>CNMA 44497</b>	13.05	153.61	10.05	119.79
<b>CNMA 24556</b>	19.98	230.65	12.4	146.33
<b>CNMA 24556</b>	18.34	212.57	12.74	150.16
<b>CNMA 44025</b>	15.74	183.75	9.63	114.92
<b>CNMA 44025</b>	16.69	194.23	10.05	119.79
<b>CNMA 32919</b>	12.81	150.93	9.08	108.65
<b>CNMA 32919</b>	10.65	126.54	8.94	107.12
<b>CNMA 29182</b>	13.66	160.51	9.91	118.15
<b>CNMA 29182</b>	13.42	157.84	10.05	119.79
<b>CNMA 35209</b>	16.41	191.16	9.49	113.33
<b>CNMA 35209</b>	14.59	170.88	8.68	104.11
<b>CNMA 35210</b>	14.61	171.1	9.35	111.76
<b>CNMA 35210</b>	13.91	163.33	9.08	108.65
<b>CNMA 32918</b>	19	219.82	11.58	137.07
<b>CNMA 32918</b>	17.77	206.22	10.95	129.96
<b>CNMA 35588</b>	24.38	278.87	12.4	146.33

<b>CNMA 35588</b>	23.35	267.64	12.91	152.1
<b>CNMA 37897</b>	11.76	139.11	9.08	108.65
<b>CNMA 37987</b>	11.42	135.29	9.08	108.65
<b>CNMA 46962</b>	13.46	158.29	8.68	104.11
<b>CNMA 46962</b>	12.18	143.89	8.81	105.61
<b>Media</b>	<b>18.55 ± 6.57</b>	<b>214.41 ± 71.92</b>	<b>11.42 ± 2.68</b>	<b>135.13 ± 30.17</b>

## Apéndice 2

### Presas potenciales de *Canis latrans* y *C. lupus* presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México

**Tabla 18. Presas potenciales de *Canis latrans* presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México.** La “X” marca los reportes de la especie en cada provincia morfotectónica propuestas por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010). El peso está expresado en kg. Las especies marcadas con “†” están extintas mientras que aquellas marcadas con “a” son especies extintas en México, pero sobreviven en América del Norte. Los valores en negritas son masas corporales que no han sido reportadas en la literatura. Abreviaturas: CH-CO, Mesetas y planicies de Chihuahua-Coahuila; SMOr, Sierra Madre Oriental; CeP, meseta central; TMVB, Cinturón volcánico Trans-mexicano; YPL, península de Yucatán.

	CH-CO	SMOr	CeP	TMVB	YPL	Masa Corporal	Rereferencia
<b>Orden Didelphimorpha</b>							
<b>Familia Didelphidae</b>							
<i>Didelphis marsupialis</i>					X	0.56 – 1.61	Ceballos, 2014
<i>Didelphis virginiana</i>		X	X	X		1.1 – 2.8	Ceballos, 2014
<i>Marmosa lorenzoi</i> <sup>†</sup>					X	<b>0.5</b>	
<i>Marmosa mexicana</i>				X	X	0.02 – 0.09	Ceballos, 2014
<i>Tlacuatzin canescens</i>					X	0.2 – 0.6	Ceballos, 2014
<b>Orden Cingulata</b>							
<b>Familia Dasypodidae</b>							
<i>Cabassous centrales</i>					X	2.0 – 3.5	Ceballos, 2014
<i>Dasypus novemcinctus</i>				X		10.0	Ceballos, 2014
<b>Orden Lagomorpha</b>							
<b>Familia Leporidae</b>							
<i>Aztlanolagus agilis</i> <sup>†</sup>	X					<b>1.0 – 1.5</b>	
<i>Lepus californicus</i>	X	X				1.5	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus audubonii</i>	X	X				0.75 – 1.25	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>					X	0.93	Eisenberg, 2000
<i>Sylvilagus cunicularius</i>		X		X		1.8 – 2.3	Ceballos, 2014

<i>Sylvilagus floridanus</i>		X		X	X	0.9 – 1.8	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus leonensis</i> <sup>1</sup>		X				<b>1.0 – 1.5</b>	
<b>Orden Rodentia</b>							
<b>Familia Sciuridae</b>							
<i>Ammospermophilus interpres</i>	X					0.09 – 0.12	Ceballos, 2014
<i>Cynomys mexicanus</i>				X		0.7 – 1.8	Ceballos, 2014
<i>Marmota flaviventris</i>		X				1.6 – 5.0	Kays y Wilson, 2009
<i>Sciurus alleni</i>		X				0.6 – 0.7	Ceballos, 2014
<i>Ictidomys mexicanus</i>	X			X		0.21 – 0.34	Ceballos, 2014
<i>Xerospermophilus spilosoma</i>	X	X				0.14	Ceballos, 2014
<i>Otospermophilus variegatus</i>	X					0.68 – 0.81	Ceballos, 2014
<b>Familia Heteromyidae</b>							
<i>Chaetodipus nelsoni</i>	X					0.01 – 0.02	Ceballos, 2014
<i>Chaetodipus penicillatus</i>	X					0.01	Ceballos, 2014
<i>Dipodomys nelsoni</i>	X					0.05 – 0.1	Ceballos, 2014
<i>Dipodomys spectabilis</i>	X					0.09 – 0.17	Ceballos, 2014
<i>Heteromys gaumeri</i>					X	0.04 – 0.07	Ceballos, 2014
<i>Liomys irroratus</i>		X		X		0.03 – 0.05	Ceballos, 2014
<i>Perognathus flavus</i>		X				0.01	Ceballos, 2014
<b>Familia Geomyidae</b>							
<i>Cratogeomys castanops</i>	X	X	X	X		0.15 – 0.45	Ceballos, 2014
<i>Cratogeomys fumosus</i>				X		0.25 – 1.03	Ceballos, 2014
<i>Cratogeomys merriami</i>				X		0.45 – 0.7	Ceballos, 2014
<i>Orthogeomys hispidus</i>					X	0.45 – 0.6	Ceballos, 2014
<i>Orthogeomys onerosus</i> <sup>1</sup>		X				<b>0.4 – 0.6</b>	
<i>Thomomys umbrinus</i>	X	X	X	X		0.07 – 0.15	Ceballos, 2014
<b>Familia Cricetidae</b>							
<i>Baiomys intermedius</i> <sup>1</sup>				X		<b>0.005 – 0.01</b>	
<i>Baiomys taylori</i>	X	X				0.01	Ceballos, 2014
<i>Microtus californicus</i>				X		0.03 – 0.07	Ceballos, 2014
<i>Microtus meadensis</i> <sup>1</sup>				X		<b>0.2 – 0.7</b>	
<i>Microtus mexicanus</i>		X		X		0.02 – 0.04	Ceballos, 2014
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	X	X				0.07	Ceballos, 2014
<i>Microtus quasiater</i>				X		0.02 – 0.03	Ceballos, 2014
<i>Neotoma albigula</i>	X	X		X		0.14 – 0.2	Ceballos, 2014
<i>Neotoma cinérea</i> <sup>a</sup>	X			X		0.16 – 0.58	Kays y Wilson, 2019
<i>Neotoma lepida</i>	X					0.1 – 0.19	Ceballos, 2014
<i>Neotoma magnodonta</i> <sup>1</sup>				X		<b>0.1 – 0.5</b>	
<i>Neotoma mexicana</i>		X		X		0.15 – 0.25	Ceballos, 2014
<i>Neotoma micropus</i>	X	X				0.2 – 0.31	Ceballos, 2014
<i>Neotoma palatina</i>				X		0.19	Ceballos, 2014
<i>Neotoma phenax</i>				X		0.18 – 0.27	Ceballos, 2014

<i>Neotoma tlapacoyana</i> <sup>1</sup>				X		<b>0.1 – 0.5</b>	
<i>Neotomodon alstoni</i>				X		0.04 – 0.06	Ceballos, 2014
<i>Orizomys couesi</i>				X	X	0.04 – 0.08	Ceballos, 2014
<i>Orizomys melanotis</i>					X	0.02	Ceballos, 2014
<i>Ontonyctomys hatti</i>					X	0.03 – 0.08	Ceballos, 2014
<i>Otodylomys phyllotis</i>					X	0.08 – 0.12	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus boylii</i>		X				0.01 – 0.03	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus difilicilis</i>		X				0.02 – 0.03	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus eremicus</i>		X				0.01	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus leucopus</i>					X	0.02	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus levipes</i>		X				0.01 – 0.02	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus maldonadoi</i> <sup>1</sup>					X	<b>0.01 – 0.03</b>	
<i>Peromyscus maniculatus</i>		X			X	0.01 – 0.02	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus pectoralis</i>		X				0.02 – 0.03	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus yucatanicus</i>					X	0.01	Ceballos, 2014
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	X	X		X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	X	X		X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon alleni</i>		X				0.17 – 0.18	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon arizonae</i>		X				0.14 – 0.2	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon fulviventer</i>		X				0.08 – 0.13	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon hispidus</i>	X	X		X	X	0.11 – 0.22	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon leucotis</i>		X				0.08 – 0.14	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon toltecus</i>		X				0.1 -0.2	Ceballos, 2014
<i>Synaptomys cooperi</i> <sup>a</sup>		X				0.21 – 0.5	Kays y Wilson, 2009
<b>Familia Erethizontidae</b>							
<i>Erethizon dorsatum</i>	X	X	X			3.0 – 12.0	Ceballos, 2014
<i>Sphiggurus mexicanus</i>					X	1.5 – 3.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Cuniculidae</b>							
<i>Cuniculus paca</i>					X	6.0 – 12.0	Ceballos, 2014
<b>Orden Eulipotyphla</b>							
<b>Familia Soricidae</b>							
<i>Cryptotis mayensis</i>					X	0.01	Ceballos, 2014
<i>Cryptotis mexicana</i>		X				0.01	Ceballos, 2014
<i>Cryptotis parva</i>	X	X				0.01	Ceballos, 2014
<i>Notiosorex crawfordi</i>	X					0.01	Ceballos, 2014
<i>Sorex cinereus</i> <sup>a</sup>		X				0.01	Kays y Wilson, 2009
<i>Sorex milleri</i>		X				0.01	Ceballos, 2014
<i>Sorex saussurei</i>		X				0.01	Ceballos, 2014
<b>Orden Carnivora</b>							
<b>Familia Felidae</b>							
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>		X			X	3.5 – 9.0	Ceballos, 2014
<i>Leopardus pardalis</i>					X	6.0 – 18.0	Ceballos, 2014

<i>Leopardus wiedii</i>					X	3.0 – 5.0	Ceballos, 2014
<i>Lynx rufus</i>	X	X	X	X	X	6.2 – 26.8	Ceballos, 2014
<b>Familia Canidae</b>							
<i>Canis cedazoensis</i> <sup>1</sup>			X			20.0	
<i>Cuon alpinus</i> <sup>a</sup>		X				17.0 – 21.0	Selvan <i>et al.</i> 2013
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	X	X	X		X	3.0 – 5.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Mustelidae</b>							
<i>Lontra longicaudis</i>					X	15.0	Ceballos, 2014
<i>Taxidea taxus</i>	X	X	X	X		3.5 – 14.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Mephitidae</b>							
<i>Conepatus leuconotus</i>	X	X		X		0.9 – 4.5	Ceballos, 2014
<i>Mephitis macroura</i>					X	1.7 – 2.0	Ceballos, 2014
<i>Mephitis mephitis</i>	X	X				2.7 – 6.3	Ceballos, 2014
<i>Mustela frenata</i>		X			X	0.08 – 0.34	Ceballos, 2014
<i>Mustela nigripes</i>	X					1.05	Ceballos, 2014
<i>Spilogale putorius</i> <sup>a</sup>	X	X			X	0.2 – 0.47	Kays y Wilson, 2009
<b>Familia Procyonidae</b>							
<i>Bassariscus astutus</i>	X	X			X	0.87 – 1.1	Ceballos, 2014
<i>Bassariscus sumichrasti</i>					X	0.6 -1.6	Ceballos, 2014
<i>Bassariscus ticolli</i> <sup>1</sup>		X				<b>1.0</b>	
<i>Nasua narica</i>	X				X	4.0 – 6.0	Ceballos, 2014
<i>Procyon lotor</i>	X		X	X	X	3.0 – 9.0	Ceballos, 2014
<b>Orden Artiodactyla</b>							
<b>Familia Tayassuidae</b>							
<i>Platygonus compressus</i> <sup>1</sup>					X	75.0	Lambert y Holling, 1998
<i>Platygonus ticolli</i> <sup>1</sup>		X		X		<b>75.0</b>	
<i>Pecari tajacu</i>					X	17.0 – 30.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Antilocapridae</b>							
<i>Antilocapra americana</i>	X	X				50.0 – 56.0	Ceballos, 2014
<i>Capromeryx mexicana</i> <sup>1</sup>		X	X	X		8.0 – 11.0	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> , 2013
<i>Stockoceros conklingi</i> <sup>1</sup>		X	X	X		49.83	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> , 2013
<i>Tetrameryx mooseri</i> <sup>1</sup>			X			<b>60.0</b>	
<i>Tetrameryx shuleri</i> <sup>1</sup>					X	64.65	Evans <i>et al.</i> , 2012
<i>Tetrameryx tacubayensis</i> <sup>1</sup>			X			<b>60.0</b>	
<b>Familia Bovidae</b>							
<i>Ovis canadensis</i>	X					60.0 – 80.0	Ceballos, 2014

**Tabla 19. Presas potenciales de *Canis lupus* presentes en el registro fósil del Pleistoceno en México.** La “X” marca los reportes de la especie en cada provincia morfotectónica propuestas por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010). El peso está expresado en kg. Las especies marcadas con “†” están extintas mientras que aquellas marcadas con “a” son especies extintas en México, pero sobreviven en América del Norte. Los valores en negritas son masas corporales que no han sido reportadas en la literatura.

	SMOr	TMVB	Masa corporal	Referencia
<b>Orden Didelphimorpha</b>				
<b>Familia Didelphidae</b>				
<i>Didelphis virginiana</i>	X	X	1.1 - 2.8	Ceballos, 2014
<i>Marmosa mexicana</i>		X	0.02 - 0.09	Ceballos, 2014
<b>Orden Cingulata</b>				
<b>Familia Dasypodidae</b>				
<i>Dasypus novemcinctus</i>		X	10.0	Ceballos, 2014
<i>Holmesina septentrionalis</i> †		X	216.27	McDonald, 2005
<i>Pampatherium mexicanum</i> †		X	<b>200.0</b>	
<b>Orden Lagomorpha</b>				
<b>Familia Leporidae</b>				
<i>Lepus californicus</i>	X		1.5	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus audubonii</i>	X		0.75 - 1.25	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus cunicularius</i>	X	X	1.8 - 2.3	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus floridanus</i>	X	X	0.9 - 1.8	Ceballos, 2014
<i>Sylvilagus leonensis</i> †	X		<b>1.0 - 1.5</b>	
<b>Orden Rodentia</b>				
<b>Familia Sciuridae</b>				
<i>Cynomys mexicanus</i>		X	0.7 - 1.8	Ceballos, 2014
<i>Marmota flaviventris</i>	X		1.6 – 5.0	Kays y Wilson, 2009
<i>Sciurus alleni</i>	X		0.6 - 0.7	Ceballos, 2014
<i>Ictidomys mexicanus</i>		X	0.21 - 0.34	Ceballos, 2014
<i>Xerospermophilus spilosoma</i>	X		0.14	Ceballos, 2014
<b>Familia Heteromyidae</b>				
<i>Liomys irroratus</i>	X	X	0.03 - 0.05	Ceballos, 2014
<i>Perognathus flavus</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<b>Familia Geomyidae</b>				
<i>Cratogeomys castanops</i>	X	X	0.15 - 0.45	Ceballos, 2014
<i>Cratogeomys fumosus</i>		X	0.25 - 1.03	Ceballos, 2014
<i>Cratogeomys merriami</i>		X	0.45 - 0.7	Ceballos, 2014
<i>Orthogeomys onerosus</i> †	X		<b>0.4 - 0.6</b>	
<i>Thomomys umbrinus</i>	X	X	0.07 - 0.15	Ceballos, 2014

**Familia Cricetidae**

<i>Baiomys intermedius</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.01</b>	
<i>Baiomys taylori</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Microtus californicus</i>		X	0.03 - 0.07	Ceballos, 2014
<i>Microtus meadensis</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.2 - 0.7</b>	
<i>Microtus mexicanus</i>	X	X	0.02 - 0.04	Ceballos, 2014
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	X		0.07	Ceballos, 2014
<i>Microtus quasiater</i>		X	0.02 - 0.03	Ceballos, 2014
<i>Neotoma albigula</i>	X	X	0.14 - 0.2	Ceballos, 2014
<i>Neotoma anomala</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.1 - 0.5</b>	
<i>Neotoma magnodonta</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.1 - 0.5</b>	
<i>Neotoma mexicana</i>	X	X	0.15 - 0.25	Ceballos, 2014
<i>Neotoma micropus</i>	X		0.2 - 0.31	Ceballos, 2014
<i>Neotoma palatina</i>		X	0.19	Ceballos, 2014
<i>Neotoma phenax</i>		X	0.18 - 0.27	Ceballos, 2014
<i>Neotoma tlapacoyana</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.1 - 0.5</b>	
<i>Neotomodon alstoni</i>		X	0.04 - 0.06	Ceballos, 2014
<i>Oryzomys couesi</i>		X	0.04 - 0.08	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus boylii</i>	X		0.01 - 0.03	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus difficilis</i>	X		0.02 - 0.03	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus eremicus</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus levipes</i>	X		0.01 - 0.02	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus maldonadoi</i> <sup>1</sup>		X	<b>0.01 - 0.03</b>	
<i>Peromyscus maniculatus</i>	X	X	0.01 - 0.02	Ceballos, 2014
<i>Peromyscus pectoralis</i>	X		0.02 - 0.03	Ceballos, 2014
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	X	X	0.01	Ceballos, 2014
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	X	X	0.01	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon alleni</i>	X		0.17 - 0.18	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon arizonae</i>	X		0.14 - 0.2	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon fulviventor</i>	X		0.08 - 0.13	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon hispidus</i>	X	X	0.11 - 0.22	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon leucotis</i>	X		0.08 - 0.14	Ceballos, 2014
<i>Sigmodon toltecus</i>	X		0.1 - 0.2	Ceballos, 2014
<i>Synaptomys cooperi</i> <sup>a</sup>	X		0.21 - 0.5	Kays y Wilson, 2009

**Familia Erethizontidae**

<i>Erethizon dorsatum</i>	X		3.0 – 12.0	Ceballos, 2014
---------------------------	---	--	------------	----------------

**Familia Hydrochaeridae**

<i>Neochoerus aesopi</i> <sup>1</sup>		X	200.0	Ghizzoni, 2014
---------------------------------------	--	---	-------	----------------

**Orden Soricomorpha****Familia Soricidae**

<i>Cryptotis mexicana</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Cryptotis parva</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Sorex cinereus</i> <sup>a</sup>	X		0.01	Kays y Wilson, 2009

<i>Sorex milleri</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<i>Sorex saussurei</i>	X		0.01	Ceballos, 2014
<b>Orden Carnivora</b>				
<b>Familia Felidae</b>				
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	X		3.5 – 9.0	Ceballos, 2014
<i>Lynx rufus</i>	X	X	6.2 - 26.8	Ceballos, 2014
<i>Puma concolor</i>	X	X	38.0 – 110.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Canidae</b>				
<i>Cuon alpinus</i> <sup>a</sup>	X		17.0 – 21.0	Selvan <i>et al.</i> 2013
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	X		3.0 – 5.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Mustelidae</b>				
<i>Lontra longicaudis</i>		X	15.0	Ceballos, 2014
<i>Taxidea taxus</i>	X	X	3.5 – 14.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Mephitidae</b>				
<i>Conepatus leuconotus</i>	X	X	0.9 - 4.5	Ceballos, 2014
<i>Mephitis mephitis</i>	X		2.7 - 6.3	Ceballos, 2014
<i>Mustela frenata</i>	X		0.08 - 0.34	Ceballos, 2014
<i>Spilogale putorius</i> <sup>a</sup>	X		0.2 - 0.47	Kays y Wilson, 2009
<b>Familia Procyonidae</b>				
<i>Bassariscus astutus</i>	X		0.87 - 1.1	Ceballos, 2014
<i>Bassariscus ticolli</i> <sup>1</sup>	X		<b>1.0</b>	
<i>Procyon lotor</i>		X	3.0 – 9.0	Ceballos, 2014
<b>Orden Perissodactyla</b>				
<b>Familia Tapiridae</b>				
<i>Tapirus bairdii</i>		X	150.0 – 300.0	Ceballos, 2014
<i>Tapirus haysii</i> <sup>1</sup>	X		<b>150.0 – 300.0</b>	
<b>Orden Artiodactyla</b>				
<b>Familia Tayassuidae</b>				
<i>Platygonus compressus</i> <sup>1</sup>		X	75.0	Lambert y Holling, 1998
<i>Platygonus ticolli</i> <sup>1</sup>	X	X	<b>75.0</b>	
<b>Familia Cervidae</b>				
<i>Odocoileus hemionus</i>	X	X	50.0 – 140.0	Ceballos, 2014
<i>Odocoileus lucasi</i> <sup>1</sup>	X		<b>20.0 – 150.0</b>	
<i>Odocoileus virginianus</i>	X	X	27.0 – 135.0	Ceballos, 2014
<b>Familia Antilocapridae</b>				
<i>Antilocapra americana</i>	X		50.0 – 56.0	Ceballos, 2014
<i>Capromeryx mexicana</i> <sup>1</sup>	X	X	8.0 – 11.0	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> , 2013
<i>Stockoceros conklingi</i> <sup>1</sup>	X	X	49.83	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> , 2013
<i>Tetrameryx shuleri</i> <sup>1</sup>		X	64.65	Evans <i>et al.</i> , 2012
<b>Familia Bovidae</b>				
<i>Oreamnos harringtoni</i> <sup>1</sup>	X		150.0	Kropf <i>et al.</i> , 2007